

**Die benthische Makroinvertebratenfauna
der tropischen Ästuarregion Cienaga Grande de
Santa Marta (Kolumbien) und ihre Aktivität im Wechsel
zwischen Trocken- und Regenzeit**

DISSERTATION

zur

Erlangung des Grades

eines

Doktors der Naturwissenschaften

der

Abteilung für Biologie

an der Ruhr-Universität Bochum

vorgelegt von

JAIME ALBERTO PALACIO

Bochum 1983

Die benthische Makroinvertebratenfauna
der tropischen Ästuarregion Ganges-Brahmaputra
Delta (Kolkata) und ihre Aktivität im Wechsel
zwischen Trocken- und Regenzeit

DISSERTATION

zur

Erlangung des Grades

eines

Doktors der Naturwissenschaften

der

Abteilung für Biologie

an der Ruhr-Universität Bochum

Referent: Prof. Dr. Hans MERGNER

Koreferent: Prof. Dr. Volker BLÜM

INHALTSVERZEICHNIS

A. EINLEITUNG	1
B. MATERIAL UND METHODEN	8
1. Auswahl der Untersuchungsorte	8
2. Ermittlung der klimatischen und hydrographischen Daten	9
3. Ermittlung der abiotischen Faktoren	9
4. Methodik der Probenentnahme	10
5. Determinierung der Fauna	11
6. Determinierung der Reife- und Fortpflanzungsperiode	12
7. Untersuchungen über die Besiedlungsdichte der feststehenden Fauna	12
8. Laboruntersuchungen	13
9. Statistische Bearbeitung der Untersuchungsergebnisse	13
C. ERGEBNISSE	15
1. Beschreibung der Untersuchungsgebiete	15
1.1. Geographie und Topographie	15
1.2. Klima	16
1.3. Hydrographie	17
2. Klima	19
2.1. Niederschläge	19
2.2. Lufttemperatur	20
3. Hydrographische Bedingungen	21
3.1. Strömung	21

3.2. Temperatur	23
3.3. pH-Werte	25
3.4. Salinität	27
3.5. Sauerstoff	31
3.6. Trübungstoffgehalt	31
4. Beschreibung der Biotope	32
4.1. Die Cienaga Grande als Teil des Deltagebietes vom Rio Magdalena	32
4.2. Charakterisierung der Substrattypen	33
4.2.1. Uferzone-Mangrovegebiete	33
4.2.2. Austernbänke	34
4.2.3. Sandböden	35
4.2.4. Schlamm Böden	35
5. Biozönosen	36
5.1. Ufergebiet-Mangrove	36
5.2. Felslitoral	38
5.3. Austernbänke	39
5.4. Schlamm Boden	42
5.5. Sandboden	43
5.6. Wasserpflanzen	44
6. Verteilung der Invertebratenfauna	45
7. Einfluß der Salinität auf die Präsenz und Verteilung des Invertebratenbenthos in der Cienaga	59
8. Quantitative Untersuchungen	71
8.1. Abundanz	71
8.2. Diversität	75
8.3. Index für Ähnlichkeit	78
8.4. Dominanzindex	79
9. Besiedlungsfolge	80
10. Reife- und Fortpflanzungsperiode	83
11. Salinitätstoleranz	90

D. DISKUSSION	97
1. Abiotische Faktoren	97
2. Salinität als regulierender Faktor in der Fauna der Cienaga Grande	106
3. Populationsdynamik	121
4. Reife- und Fortpflanzungsperiode	123
5. Biotische Faktoren	128
6. Vergleich mit Untersuchungen anderer Autoren	130
E. ZUSAMMENFASSUNG	134
F. LITERATURVERZEICHNIS	137

A. Einleitung

Die ästuarinen Ökosysteme variieren ganz erheblich sowohl in ihrer Form und Größe als auch in ihren spezifischen lokalen hydrographischen und klimatischen Gegebenheiten. Hieraus ergeben sich sehr verschiedene Charakteristiken dieser Gebiete. Eine umfassende Definition ist daher nur begrenzt möglich. In der Literatur finden sich zahlreiche Versuche, die allerdings unterschiedliche Auffassungen wiedergeben. Es sollen hier u.a. genannt werden: DAY (1951, 1964), KETCHUM (1951), ROCHFORD (1951), EMERY und STEVENSON (1957), PARKER (1955), BOWDEN (1967), CASPERS (1967) und PRITCHARD (1967).

Zur Charakterisierung dieser Ökosysteme werden zwei verschiedene Gesichtspunkte angesprochen. Ein Ästuar ist in physiographischer Sicht ein semigeschlossener Wasserkörper mit einer ständigen Verbindung zum offenen Meer. Durch Gezeiteneinfluß mischen sich die eindringenden Meerwassermassen mit dem vom Land herkommenden Süßwasser. Das Ästuargebiet wird auf eine Zone begrenzt, in der die Gezeiten unmittelbar sichtbar wirksam sind. Der weite Bereich der Mangrovelagunen wird nicht mehr als Ästuargebiet angesehen. Nach hydrographischen Gesichtspunkten wird ein Ästuar als ein Gebiet verstanden, in dem sich Süß- und Meerwasser miteinander vermengen. Unter diesen Begriff sind die Mangrovelagunen nach meiner Ansicht in jedem Fall einzuordnen, weil diese Definition nicht nur auf den Wirkungsbereich der Gezeiten, sondern auch die Abstufungen der Brackwasserzonen innerhalb des Systems mit wechselndem Meerwassereinfluß zutrifft.

Weite Abschnitte der tropischen und subtropischen Küsten in der Welt werden von dichten Mangrovebeständen gesäumt, die vielfach von Lagunen durchsetzt sind. Ihre Ökosysteme sind durch erhebliche Schwankungen in ihren chemischen,



hydrologischen und sedimentologischen Bedingungen gekennzeichnet. Dieser starke Wechsel der abiotischen Faktoren prägt nicht nur die Zusammensetzung der Tierwelt, sondern bestimmt auch maßgeblich die Entwicklungszyklen der betreffenden Fauna. Die Salinität differiert im offenen Meer nur geringfügig und die Verbreitung der Invertebratenfauna wird daher hauptsächlich durch die Wassertemperatur reguliert. In Brackwassergebieten, wo die Umweltbedingungen täglich und jahreszeitlich stark variieren, werden hingegen Präsenz und Verteilung der Invertebraten von allen diesen miteinander wirkenden Faktoren bestimmt.

Die Mangrovelagunen spielen eine wichtige ökologische Rolle: Sie bieten die besten Voraussetzungen für die Entwicklung und Ernährung von Larven und Jungtieren, die aus dem angrenzenden Meer hierher kommen. Die Fisch- und Invertebratenfauna findet hier nicht nur Nahrung, sondern auch Siedlungssubstrat und Schutz im unwegsamen Gewirr der Mangrovewurzeln.

Die Mangroven beeinflussen entscheidend die biologische Produktivität in den Lagunen durch die ständige Produktion und den gleichzeitigen Abbau von organischem Material, das als Detritus und in gelöster Form als Nährstoffe in das Ökosystem wieder eingeschleust wird. Fast alle hier vorkommenden Fisch- und Invertebratenarten, die in der Fischerei eine Bedeutung haben, stehen in ihren biologischen Lebensprozessen eng mit den ökologischen Abläufen innerhalb der Mangrovelagunen in Verbindung.

Im Vergleich zu den ökologischen und faunistischen Untersuchungen der letzten Jahre in den subtropischen Mangrovelagunen des Golfs von Mexico, blieben die Lagunen des tropischen Südamerikas wenig beachtet. Am ehesten sind diese noch floristisch erforscht. Den Beginn synökologischer Untersuchungen in den Ästuar-gebieten des weiteren karibischen Raumes bezeichnet die

Arbeit von MACKIN und WRAY (1950). Es handelt sich dabei um eine Erfassung der kleinen Fische und Invertebraten, die als Begleitfauna der Auster Crassostrea virginica zu betrachten sind. Ebenfalls in Louisiana wurde diese Lebensgemeinschaft von HEDGPETH (1953) weiter untersucht. Hier setzten auch MACKIN und HOPKINS (1961) die oben genannten Untersuchungen mit speziellen Studien zum Einfluß der Salinitäts- und Temperaturschwankungen auf die Zusammensetzung der Begleitfauna von C. virginica fort. Besondere Berücksichtigung fanden dabei die Räuber und Raumkonkurrenten der Austern. Dieselbe Zielrichtung hatte auch die Arbeit von MACKIN und SPARKS (1961) über den Einfluß der Räuber auf die Steigerung der C. virginica-Sterblichkeit.

Als bedeutende Arbeiten über die Begleitfauna von C. virginica sind darüber hinaus die Untersuchungen von PEARSE und WHARTON (1938) in Apalachicola Bay, FREY (1964) in Potomac River zu nennen. Im Gegensatz hierzu wurde die begleitende Fauna von Crassostrea rhizophorae nur wenig erforscht. Hier kann nur die Arbeit von MATTOX (1949) in Puerto Rico genannt werden.

In der Laguna Madre de Texas (Mexiko) untersuchte BREUER (1962) die Fauna im Zusammenhang mit der Substratbesiedlung. Die Schwankungen in der Fauna der Austernbankgemeinschaften bezüglich der Salinität wurden von WELLS (1961) in Carolina (USA) untersucht. In einigen Ästuarien Floridas (USA) untersuchten MENZEL und NICHY (1958), TABB und MANNING (1961) sowie TABB, DUBROW und MANNING (1962) den Einfluß der Bodenbeschaffenheit, Temperatur und Salinität auf die Verteilung der Fauna. Die Ökologie der Makroinvertebraten in der Tampa-Bucht (USA) und den anliegenden Gewässern wurde von DRAGOVICH und KELLY (1964) bearbeitet. In dieser Arbeit wurde die Verteilung der Fauna in Abhängigkeit von Temperatur- und Salinitätsschwankungen diskutiert. ODUM und HEALD (1972) beschrieben die Bedeutung des organischen Detritus der

Mangroven für die Ernährung der heterotrophischen Gemeinschaften und die Verteilung der Fauna bezüglich der Salinität in einem Ästuar von Florida. Speziell zu den Lebensgemeinschaften der Mangrovewurzeln liegen Faunenlisten aus dem Golf von Mexiko von FILICE (1954), SAENZ (1965), BACON (1970) vor.

Während man an der Ostküste der USA seit 1950, wenn auch in geringem Maße, begann, die Ökologie der Mangrovelagunen zu erforschen, sind im Südteil bisher sehr wenige Versuche unternommen worden, diese hier zum Teil wirtschaftlich wichtigen Gewässer zu untersuchen. Es liegen Untersuchungen über die ökologischen Gegebenheiten und hydrographischen Bedingungen in einigen Lagunen der venezolanischen Küste (GARCIA und BONILLA, 1971; sowie BONILLA und OKUDA, 1971) als auch im Lago Maracaibo (Venezuela) (RODRIGUEZ, 1963, 1973) vor.

In den oben zitierten Arbeiten wurden hauptsächlich allgemeine Aussagen über die Zusammensetzung der Tierwelt in den Lagunen und Ästuarien vorgestellt. Als Hauptanliegen wurden die ökonomischen bedeutenden Arten und die ökologischen Faktoren, welche einen regulierenden Einfluß ausüben, erörtert.

Mit Ausnahme der kurzen Arbeiten, die sich auf die venezolanische Küste beziehen, liegen für die Nordküste des südamerikanischen Kontinents kaum Ästuaruntersuchungen vor. Hierfür bietet sich aber die Cienaga Grande geradezu an. VON COSEL (1973, 1978) untersuchte hier die Molluskenfauna unter tiergeographischen und ökologischen Aspekten. Hierbei wurden 57 Molluskenarten nachgewiesen. 33 Arten konnten als Bewohner des marinen Bereichs, 17 des mixo-polyhalinen, 5 des mixo-mesohalinen Bereichs festgestellt werden und 2 Arten sind als limnisch anzusehen. Eine ökologische und systematische Darstellung der Hydroiden finden wir bei WEDLER (1973), der hier 4 Arten nachwies: 2 marine, 1 ästuarine und 1 limnische.

PALACIO (1977) führte systematische und ökologische Untersuchungen der Invertebratenfauna im Nordbereich der Cienaga unter besonderer Berücksichtigung der begleitenden Fauna von Crassostrea rhizophorae durch. Es wurden 94 Arten nachgewiesen und ihre Verteilung in Abhängigkeit von den ökologischen Faktoren untersucht. Die Fauna des Nordbereichs wurde in drei Kategorien gegliedert.

- A. Arten, die während des ganzen Jahres in der Cienaga bleiben.
- B. Arten, die während der Trockenzeit (hohe Salinität) in der Cienaga leben, aber während der Regenzeit (niedrige Salinität) verschwinden.
- C. Arten, die einen Teil ihres Lebenszyklus mehr oder weniger abhängig von den ökologischen Bedingungen in der Lagune verbringen.

Die Ökologie der Gattung Callinectes wurde unter besonderer Berücksichtigung der Verteilung in der Cienaga von RODRIGUEZ (1979) erforscht, die Ökologie und Systematik des Planktons von AVILA (1972, 1973), CAMACHO (1978) und CARMONA (1979). Die letztgenannten Arbeiten beschreiben ausschließlich den Einfluß der Salinitätsschwankungen auf die Planktonverteilung.

Die hydrographischen Bedingungen, die geologische Entwicklung, die Bodenbeschaffenheit und die Strömungsverhältnisse der Cienaga wurden von WIEDEMANN (1973), COHEN und WIEDEMANN (1973) und dem LABORATOIRE CENTRAL D'HYDRAULIQUE DE FRANCE (1968) veröffentlicht. KAUFMANN und HEVERT (1973) analysierten die durch die Jahreszeiten bedingten Niveauunterschiede des Wasserspiegels am Magdalenastrom und ihren Einfluß auf die Cienaga. Es wurde daraus geschlossen, daß die Wasserstandsschwankungen des Magdalenastromes die Aussüßung der Cienaga weitgehend verursachen. Die meisten in den Mangrovelagunen durchgeführten Untersuchungen berücksichtigten fast ausschließlich die Mangrovewurzelgemeinschaften von Rhizophora mangle und überwiegend die Arten mit ökonomischer Bedeutung. Auch wurden diese Untersuchungen fast ausschließlich in geographischen Breiten durchgeführt,

in denen die Temperatur eine große Rolle in der Benthosverteilung spielt.

Die ökologischen Bedingungen in der Cienaga unterliegen extremen Schwankungen, die nur wenige Tierarten tolerieren. Diese Tierarten sind aber dann sehr individuenreich vertreten. Die benthischen Gemeinschaften ändern sich je nach der Jahreszeit in ihrer Zusammensetzung. Die Mangrovegebiete der Cienaga bilden eine Übergangszone nicht nur zwischen Meer und Süßwasser, sondern auch zwischen Meer und Land. Die Besiedlung dieser Gebiete setzt große osmoregulatorische Fähigkeiten und osmotische Toleranz der Fauna und Flora voraus.

Die Cienaga bietet mit ihrem Fischreichtum etwa 20 000 Menschen direkt Existenzmöglichkeiten und bildet damit in dieser Hinsicht einen bedeutenden Wirtschaftsraum Kolumbiens. Die Erwerbsmöglichkeiten der Fischer hängen überwiegend von den wechselnden klimatischen und hydrographischen Gegebenheiten in der Lagune und den dadurch bedingten Veränderungen der Fauna ab.

Die vorliegende Untersuchung stellt sich zur Aufgabe, eine ausreichende Menge von Informationen zu erarbeiten, die dazu beitragen sollen, das komplexe Ökosystem Cienaga Grande besser zu verstehen und den Vergleich mit anderen ökologischen Gesetzmäßigkeiten von bereits untersuchten tropischen und subtropischen Mangrovelagunen zu ermöglichen.

Um die ökologischen Verhältnisse der Cienaga genauer und besser bestimmen zu können, wurden differenzierte Untersuchungen der wichtigsten abiotischen Faktoren durchgeführt. Ebenso wurden zum ersten Mal Erhebungen mit ihrem zeit-räumlichen Abundanzwechsel vorgenommen. Durch qualitative und quantitative Methoden wurde an ausgesuchten Untersuchungsstellen die gesamte Makrofauna erforscht. Das Ziel der Untersuchungen war, den Einfluß der Salinität und des Substrates auf die Verteilung der Fauna zu erkennen. Dazu ist es notwendig, die Veränderungen der Fauna während der

Trocken- und Regenzeit sowie ihre Abundanz, Diversität und Reifezeiten zu ermitteln. Die Fauna der Mangrovewurzeln wurde mit der Fauna der verschiedenen anderen Bodenstrukturen verglichen. Die Freilanduntersuchungen wurden, wenn möglich, durch Laboruntersuchungen ergänzt.

B. Material und Methoden

Die vorliegende Arbeit wurde in zwei Etappen durchgeführt. Die erste umfaßt den Zeitraum von Januar 1978 bis Februar 1979, die zweite Periode den von Oktober 1980 bis September 1981.

Hauptziel der ersten Untersuchungsperiode war die Beobachtung der Zusammensetzung und Verteilung der Invertebratenfauna im Verhältnis zu den wichtigsten abiotischen Faktoren.

1. Auswahl der Untersuchungsorte

Die Festlegung von 24 während der ersten Untersuchungsperiode ausgewählten Stationen erfolgte unter verschiedenen Kriterien. Es mußten die verschiedenen Süß- und Meerwasser-einflußgebiete und die verschiedenen Substrattypen berücksichtigt werden. Die Stationen dienen der Erfassung der hier herrschenden abiotischen Faktoren und der Entnahme von Bodenproben. Sie bilden ein Netz über der gesamten Cienaga, das innerhalb von 8 Stunden kontrolliert werden kann. Auf diese Weise ist ein kurzfristiger Vergleich zwischen den verschiedenen ökologischen Zonen möglich. Die Untersuchungsstellen liegen etwa drei Kilometer auseinander mit Ausnahme der Untersuchungsstationen 21 - 24, die als ständige Kontrollpunkte für alle abiotischen Faktoren dienen und etwas weiter auseinander liegen. Um diese Untersuchungsstationen (Abb. 2) lokalisieren zu können, wurde mit Hilfe eines Kompaß und Landmarkierungen am Rande der Cienaga mit konstanter Geschwindigkeit und festgelegter Zeit gefahren. Direkte Markierungen, etwa durch Kunststoff- oder Holzpfähle, konnten leider nicht eingesetzt werden, da erfahrungsgemäß diese von den Fischern nicht toleriert werden. Somit kann für die 24 Stationen der ersten Untersuchungsperiode keine absolute Genauigkeit angegeben werden. Diese Vorgehensweise ist

vertretbar, da in der ersten Untersuchungsperiode ausschließlich qualitativ gearbeitet wurde.

Am Anfang der zweiten Periode (Okt. 1980 bis Sept. 1981) wurde unter den 24 vorher gewählten Stationen 7 ausgesucht und noch im Laufe der Untersuchungszeit auf 4 mit einem Substrat aus Austernbänken oder einer Mischung aus Schill und Schlamm reduziert, da an den Stationen mit schlammigem Substrat keine benthisch lebenden Tiere gefunden werden konnten.

Für die Auswahl der Untersuchungsstationen der zweiten Periode wurden hauptsächlich wieder Gebiete mit stabilen Boden und einem ständig wechselnden Einfluß von Meer- und Süßwasserströmungen berücksichtigt. Das Hauptziel der zweiten Untersuchungsperiode war, an 4 Stationen quantitative Proben zu gewinnen.

2. Ermittlung der klimatischen und hydrographischen Daten

Die klimatischen Daten wie Lufttemperatur und Niederschlagsmenge an den 4 im Umkreis der Cienaga liegenden hydrographischen Stationen (Abb. 3) wurden von dem kolumbianischen Wetterdienst-Institut (Instituto Colombiano de Hidrografia Meteorologia y Adecuacion de tierras HIMAT) zur Verfügung gestellt.

3. Ermittlung der abiotischen Faktoren

Die Temperaturen der Wasseroberfläche wurden, wie alle während der ersten Untersuchungsperiode berücksichtigten abiotischen Faktoren, einmal pro Woche an jeder Untersuchungsstelle ermittelt. Hierbei wurde ein geeichtes Quecksilberpräzisionsthermometer mit 0,1°C Genauigkeit verwendet. Der Sauerstoffgehalt der Wasseroberfläche wurde nur gelegentlich und bis zu einer Wassertiefe von 20 cm mit der Winkler-Methode bestimmt. Einmal pro Woche wurden an allen

Untersuchungsstellen außerdem auch Salinität und pH-Werte der Wasseroberfläche ermittelt. Die geringe Wassertiefe der Cienaga und die durch den Wind verursachte gute Durchmischung des Wasserkörpers verhindert größere vertikale Unterschiede. Die gewonnenen Daten können deshalb für die gesamte Wassertiefe als repräsentativ angesehen werden. Die Salinitätsmessungen erfolgten unmittelbar nach jeder Fahrt im Labor mit einem auf 25° C geeichten Aräometer und an Hand der Fluchtentafel nach GILLBRICHT. Zur Messung der pH-Werte wurde ein elektronisches pH-Meter verwendet, die Daten wurden stets am Tage der Entnahme im Labor ermittelt.

Die Messung der abiotischen Faktoren in der zweiten Periode erfolgte einmal pro Monat an den 24 Untersuchungsstellen und einmal pro Woche an den 4 ausgesuchten Stationen. Zur Bestimmung der abiotischen Faktoren in der zweiten Untersuchungszeit wurden die schon in der ersten Periode beschriebenen Methoden angewendet.

Zur Charakterisierung der Strömungsverhältnisse wurden einmal wöchentlich an den 24 Untersuchungsstellen Salinitätsmessungen durchgeführt. Auf diese Weise konnten Isohalinen graphisch dargestellt werden. Mittels dieser Werte konnten Aussagen über die Strömungsverhältnisse gemacht werden.

4. Methodik der Probenentnahme

An jeder Untersuchungsstelle wurden während der ersten Periode zweimal pro Monat Bodenproben mit einer Van-Veen-Dredge entnommen. Die Dredge wird aus einem dreieckigen Stahlrahmen von 30 cm Kantenlänge gebildet, an dem das Fangnetz befestigt ist.

Zur Bestimmung der Zusammensetzung und Verteilung der Fauna wurde ebenfalls in der ersten Untersuchungsperiode die Van-Veen-Dredge eingesetzt. Jeder Dredgevorgang wurde fünf Minuten bei konstanter Geschwindigkeit zweimal pro Monat durchgeführt. Auf Grund der verschiedenen Bodenstrukturen

jeder Station ergab sich die Schwierigkeit, mit Hilfe dieser Methode exakte quantitative Untersuchungen durchzuführen. So war es an den Untersuchungsstellen mit schlammigem Substrat unmöglich, durch den Dredgevorgang quantitative Proben zu gewinnen, da das Gerät zu schnell in den weichen Boden einsank. Die Proben wurden durch das Sieb gespült und die dabei zurückbleibenden Tiere in Plastikbehältern gesammelt. Noch am Tage der Probenentnahme wurden die Tiere in einer 10%igen Formalinlösung fixiert. Die endgültige Fixierung erfolgte in 70%igem Alkohol.

Zur Gewinnung der quantitativen Proben während der zweiten Etappe wurde ein handlicher Greifer ähnlich dem Eckmann-Typ von 0,12 qm verwendet, den Kieler Meeresbiologen entwickelten. An jeder Station wurden bei jedem Untersuchungsvorgang je vier Repliken entnommen und das Untersuchungsergebnis auf 1 qm umgerechnet. Mit dieser Untersuchungsmethode konnten gleichzeitig die Abundanzwerte der Fauna, die Diversität und die anderen zu ermittelnden Faktoren erarbeitet werden.

Die Organismen wurden im Labor während der zweiten Periode nach den gleichen Kriterien wie in der ersten geordnet.

5. Determinierung der Fauna

Zur Bestimmung der Fauna wurden vor allem folgende Arbeiten verwendet:

Coelenterata: MAYER (1910), VERWOORT (1968), WEDLER (1973),
Annelida: RIOJA (1946 a, 1946 b), HARTMANN (1951, 1959 a, 1959 b), RENAUD (1956), JONES (1962), NONATO (1966),
NONATO und LUNA (1970), ZIBROWIUS (1970), GOSNER (1971),
DAY (1973), AMARAL und NONATO (1976),
Decapoda: RATHBUN (1900, 1918, 1925, 1930), HOLTHUIS (1959),
WILLIAMS (1965), CHACE und HOBBS (1968), CHACE (1972),
GORE und ABELE (1976),
Mollusca: ABBOTT (1954), WARMKE und ABBOTT (1961), KAUFMANN und GÜTTING (1970), MORRIS (1973).

Die in der Cienaga gefundenen und bestimmten Arten wurden

durch folgende Spezialisten bestätigt: Annelida von AMARAL, Decapoda von TÜRKÜY und HOLTHUIS.

6. Determinierung der Reife- und Fortpflanzungsperiode

Die Reifeperioden der wichtigsten in der Cienaga vorkommenden Invertebraten (Decapoda und Mollusca) wurden unter verschiedenen Gesichtspunkten bestimmt. Unter den Decapoda wurden die befruchteten weiblichen Tiere ausgezählt und ihre Größe durch die Messung der Carapax ermittelt.

Die Reifezeiten der Gastropoda konnten durch die direkte Beobachtung der abgelegten Eier ermittelt werden. Bei den Bivalviern konnten die Fortpflanzungsperioden nur abgeschätzt werden, da ausschließlich festgesetzte Larven beobachtet wurden.

7. Untersuchungen über die Besiedlungsdichte der fest-sitzenden Fauna

Um die festsitzende Invertebratenfauna in ihrer zeitlich differierenden Besiedlung zu erkennen, wurden Kunststofftafeln von 1 qm verwendet, auf denen sich diese Fauna ansiedelte. Diese Untersuchungen wurden während des Zeitraumes Oktober 1980 bis August 1981 durchgeführt.

Es wurden 6 Plastiktafeln von 1 qm Größe im Abstand von 5 cm übereinander befestigt und mit Holzpfählen im Boden bei der Station 24 verankert. Diese Plastiktafeln wurden kontinuierlich jede Woche kontrolliert. Je eine Tafel wurde monatlich zur genauen Laboruntersuchung entfernt und durch eine neue ersetzt. Die Größe der Tiere wurde gemessen und gleichzeitig die Wachstumsrate der in der Cienaga am häufigsten lebenden sessilen Tiere festgestellt.

8. Laboruntersuchungen

Zur Überprüfung der Freilandbeobachtungen wurden im Labor Experimente durchgeführt. Vor allem wurde die Salinitätstoleranz der am stärksten vertretenen Arten untersucht. Die Salinität wurde stets am Fundort der Tiere ermittelt. Von dort wurden die Tiere direkt ins Labor gebracht und 24 Stunden in gleichbleibender Salinität gehalten. Die Anzahl der geprüften Tiere richtete sich nach ihrer Häufigkeit in der Gienaga.

Bei relativ konstanter Temperatur (27 - 29°) wurde die Salinität alle 24 Stunden ohne Anpassungsperioden verändert. Die Salinität wurde jeweils um 2⁰/oo gesteigert oder vermindert. Die Verminderungen wurden durch Hinzufügen von destilliertem Wasser erreicht, die Salinitätsanreicherungen durch Hinzufügen von Salz, das aus dem Seewasser gewonnen wurde. Die Größe der Tiere wurde ermittelt, um ihre Salinitätstoleranz in den verschiedenen Wachstumsstadien feststellen zu können. Zusätzlich wurde die letale Salinität registriert. Die Aktivität und das Reaktionsvermögen der Tiere wurden bis zu 15 Minuten, nach 30 Minuten, 4, 8 und 24 Stunden nach den Salinitätsveränderungen beobachtet.

9. Statistische Bearbeitung der Untersuchungsergebnisse

Die Diversität wurde an jeder Untersuchungsstelle berechnet. Dadurch werden die lokalen Eigenheiten in Beziehung zu den ökologischen Faktoren deutlich. Um die Unterschiede zwischen den verschiedenen Stationen zu erkennen, wurde die Summe aller gefundenen Individuen errechnet. Als Grundlage der Berechnungen diente der Shannon-Weaver-Index: $H = - \sum \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N}$, wobei H für die Diversität steht, n_i für die Individuenzahl der Art i und N für die Gesamtzahl der Individuen einer Population.

Die Obereinstimmung in der Zusammensetzung der Invertebratenfauna an den verschiedenen Untersuchungsstationen

wurde durch den Index für Ähnlichkeit berechnet: $S = \frac{2c}{A+B}$,
dabei ist A die Anzahl der Arten der Station A, B die
Anzahl der Arten der Station B und c die Anzahl der
Arten, die an beiden Stationen gemeinsam zu finden sind.

Auch der Index für Dominanz wurde angewendet: $C = \left(\frac{\sum n_i}{N}\right)^2$.
 n_i steht für die Individuenzahl der Art i und N für die
Gesamtzahl der Individuen der Population.

Während beider Untersuchungsperioden wurde die an Mangrove-
wurzeln lebende Fauna mit der Fauna der Austernbänke ver-
glichen.

C. Ergebnisse

1. Beschreibung der Untersuchungsgebiete

1.1. Geographie und Topographie

An der tropischen karibischen Küste von Kolumbien finden sich einige Mangrovelagunen, zu denen auch die Ciénaga Grande de Santa Marta gehört. Die Ciénaga Grande ist als Teil des Magdalenadeltas die größte Lagune und gleichzeitig auch eine der größten von Südamerika. Sie erstreckt sich von 10°43'N bis 11°00'N und von 74°16'W bis 74°35'W (Abb. 1).

Das etwa 460 km² große Haff wird im Osten von den Ausläufern der Sierra Nevada, der sogenannten Bananenzzone, begrenzt. Im Westen, im Raum zwischen dem Rio Magdalena und der Ciénaga, liegt ein komplexes Lagunensystem, das Complejo de Pajara, das durch den Kanal Cano Grande mit der Ciénaga in Verbindung steht. Im Norden ist das Haff durch die Nehrung Isla de Salamanca, die sich zwischen dem Rio Magdalena und der Stadt Ciénaga erstreckt, fast vollständig vom Meer getrennt. Nur ein Kanal von etwa 200 m Breite, die Boca de la Barra, bildet im Nordosten die einzige ständige Verbindung zum Meer. Das Haff ist von Mangrovesümpfen umgeben, die überwiegend von Rhizophora mangle, Avicennia germinas und Laguncularia racemosa gebildet werden. Eine andere Art, Conocarpus erectus, ist nur vereinzelt zu finden.

Während der letzten dreitausend Jahre stieg der Meeresspiegel etwa 2 m. Das ehemalige Sumpfgebiet der Ciénaga wurde überschwemmt. Der Grund der Ciénaga besteht heute vorwiegend aus Schlamm, den die einmündenden Flüsse mit ihren ständigen Sedimentfrachten im Laufe der Jahrtausende anlandeten. Von zunehmender Bedeutung ist dabei die Vernichtung der Waldbestände in der Sierra Nevada und die dadurch bedingte verstärkte Erosion des Bodens. Nur im nördlichen Teil der Ciénaga wird die Bodenstruktur

von Meeresströmungen beeinflusst, während der Trockenzeit wird Sand angelagert. Im Schlamm finden sich immer unterschiedlich starke Beimischungen von Schill. Im Ost- und Südteil bilden sich als Folge der hier einfließenden Seewassermassen besonders ausgeprägte schlickige Sedimente. Im Zentral-, West- und Nordbereich finden sich dagegen Schill- und Austernbänke. Die durchschnittliche Tiefe der Lagune schwankt im Laufe des Jahres zwischen 1,5 und 2 m. Allerdings erreicht die Wassertiefe in der Mündung der Cienaga ins Meer (la Boca de la Barra) 11 m.

1.2. Klima

In der Santa-Marta-Region wird das Klima als semiarid bezeichnet. Die Niederschläge fallen in diesen Gebiet selten, dann aber sehr stark als sogenannte Tropenregen. Generell sind für dieses Gebiet zwei Jahreszeiten zu unterscheiden, die Regen- und die Trockenzeit. Die erste Regenzeit dauert in der Regel von April bis Juni und die stärkere zweite von Oktober bis teilweise Dezember. Zwischen diesen Regenperioden liegen zwei Trockenzeiten. Die höchsten Niederschlagsmengen fallen normalerweise während der zweiten Regenzeit, aber die erste Regenzeit kann Ende März beginnen und bis Ende Juli andauern und dann eventuell niederschlagsreicher als die zweite sein. So ist die Verteilung der Niederschläge im Laufe des Jahres unregelmäßig.

Der Salzgehalt des Wassers der Cienaga wird neben anderen Faktoren (Niederschläge, Gezeiten) durch die hohe Verdunstung beeinflusst. Sie kann, wie durch das LABORATOIRE CENTRAL D'HADRAULIQUE DE FRANCE (LCHF) (1970) festgestellt wurde, 6 mm/Tag im Norden und 5,8 mm/Tag im Süden betragen.

Die Lufttemperatur ist im Jahresverlauf in der Cienaga verhältnismäßig stabil. Die höchsten Durchschnittswerte sind während der kleinen Trockenzeit zu verzeichnen. Die Temperatur der Wasseroberfläche unterliegt der gleichen Tendenz wie die Temperatur der Luft, sie ist normalerweise 1 - 2 Grad höher als die Lufttemperatur. Ihre mittleren

Werte schwanken während des Jahres nur zwischen 27 und 29 Grad. Die Schwankungen der Lufttemperatur während des Tages liegen bedeutend höher, sie betragen etwa 12 Grad und sind damit für tropische Gebiete charakteristisch.

Die Nordküste Kolumbiens liegt im Einflußbereich der nördlichen Passatwinde. Während der Trockenmonate von Dezember bis April ist der Nordostpassat vorherrschend. Während der Regenzeit von Mai bis November herrschen vorwiegend Winde aus westlicher bis südlicher Richtung. Episodische Stürme kennt die Nordküste Kolumbiens nicht, sie liegt außerhalb der Zugbahnen der Hurrikane (VON ERFFA 1973). Die Windverhältnisse der karibischen Küste Kolumbiens wurden durch HERRMANN (1970), VON ERFFA (1973) und WIEDEMANN (1973) beschrieben.

1.3. Hydrographie

Die Gebirgsflüsse der Sierra Nevada münden im Ost- und Südbereich der Cienaga ein. Es sind der Rio Sevilla, Rio Aracataca und der Rio Fundacion und auch andere kleine Flüsse wie der Cano Lopez, Cano Pancu, Cano Aji und der Cano Pajaro. Sie bringen den größten Anteil des in die Cienaga einfließenden Süßwassers. Im Westbereich steht die Cienaga über zahlreiche natürliche Kanäle (Cano Grande, Cano Clarin u.a.) und kleine Lagunen mit dem Rio Magdalena in Verbindung. Die zahlreichen miteinander verbundenen Lagunen, die nördlich des Departamento del Magdalena und östlich des Rio Magdalena liegen, variieren in ihren hydrographischen und ökologischen Gegebenheiten je nach Einfluß von Meer- und Süßwasser.

Die Gezeiten wirken in der karibischen See nur unregelmäßig und schwach. In der Cienaga beträgt der normale Tidenhub nur 20-30 cm und ist nicht höher als 50 cm. Die Cienaga ist fast vollständig durch die Isla de Salamanca vom Meer getrennt. Ihre hydrographischen Gegebenheiten werden deshalb mit Ausnahme der Ausmündung ins Meer durch die

Gezeiten der karibischen See nicht beeinflußt. Diese sind nur im Nordbereich während der Trockenzeit wirksam.

Die allgemeinen Strömungsverhältnisse wurden vom LABORATOIRE CENTRAL D'HYDRAULIQUE DE FRANCE (1970) und von WIEDEMANN (1973) beschrieben. Aus diesen Arbeiten geht deutlich hervor, daß die Strömungsverhältnisse sich je nach Jahreszeit unterscheiden. Die Corioliskraft erzeugt in der Cienaga eine Strömung, die entgegen dem Uhrzeigersinn an der Isla de Salamanca und weiter am Westufer entlang nach Süden läuft. Während der Flutperioden dringt das Seewasser überwiegend durch einen tiefen Kanal auf der Westseite der Mündung (la Boca de la Barra), in die Cienaga ein. Durch die einmündenden Flüsse werden die in der Lagune vorherrschenden Strömungen verstärkt. Die Richtungen der Strömungen ist in ihren Tendenzen auch von den vorherrschenden Winden abhängig, während die Gezeiten nur einen geringen Einfluß zeigen. Der ständig über die ganze karibische See wehende Nordostpassat baut ein sehr stabiles Wellenregime auf. Da die Küste Nordkolumbiens überwiegend in Ost-West- oder Nordost-Südwest-Richtung verläuft, verursachen die Wellen am Strand einen nach Westen gerichteten Brandungsstrom.

2. Klima

Wie in allen Gebieten mit semiariden klimatischen Bedingungen fallen im Bereich der Cienaga Grande die Niederschläge selten, sechs oder sieben Monate im Jahr sind als ausgesprochene Trockenmonate zu bezeichnen. Dazwischen liegen zwei Regenperioden. Die mittlere Lufttemperatur bleibt dabei relativ konstant und hoch.

2.1. Niederschläge

Auf den Abbildungen 4 bis 7 sind die monatlichen Regenmengen von vier verschiedenen der Cienaga angrenzenden Wetterstationen im Zeitraum Januar 1978 bis Juli 1981 wiedergegeben. Im Vergleich dieser Daten wird deutlich, daß Verteilung und Stärke der Niederschläge im Jahresverlauf differieren, obwohl die ausgewählten Wetterstationen nicht weiter als 40 km auseinander liegen. Die Höhe der Regenmengen variiert beträchtlich. So fällt in diesem Gebiet der Niederschlag häufig in Form sogenannter Tropenregen. So sind z.B. in Tasajera (Nordcienaga) im Laufe eines Tages im Mai 1978 80 mm gefallen, während im ganzen Monat Mai, dem regenreichsten Monat dieses Jahres, die gesamte Niederschlagsmenge 120 mm betrug. Auch sind hier die Regen- und Trockenperioden ausgeprägter als im Südostbereich.

Die größten Regenmengen wurden an allen Wetterstationen jeweils in den Monaten Mai, September und Oktober registriert. Die geringsten Niederschläge fallen in den Monaten Januar bis März; diese Jahreszeit bleibt oft sogar völlig niederschlagsfrei. Wie die Abb. 4 bis 7 zeigen, waren die Niederschlagsmengen im ersten Untersuchungsjahr 1978 gering, während 1981 die stärksten Niederschläge brachte. Eine allmähliche Steigerung der Niederschlagswerte war von Norden nach Süden zu verzeichnen. Während an der südöstlich der Cienaga gelegenen Wetterstation von Sevilla 1979 ein

Jahresniederschlag von 1.522,7 mm gemessen wurde, betrug die Regenmenge im gleichen Zeitraum in Tasajera (Nordcienaga) nur 342 mm. Die gleiche Tendenz zeigte sich auch 1980 und 1981. Obwohl der größte Teil der Süßwassermassen, welche die Salinitätsverhältnisse der Lagune während der Regenzeit beeinflussen, aus der Sierra Nevada kommen, sind auf den Niederschlagskurven (Abb. 4-7) die Trocken- und Regenzeiten charakterisiert. Diese Regenzeiten können zu unterschiedlichen Zeitpunkten in der Sierra Nevada und in der Cienaga beginnen.

2.2. Lufttemperatur

Die monatlichen Maximum- und Minimumtemperaturen an der Wetterstation Sevilla von Januar 1978 bis Oktober 1981 sind auf Abb. 8 wiedergegeben. Diese Temperaturen zeigen während der gesamten Untersuchungsperiode im Jahresverlauf übereinstimmende Tendenzen. Die tiefsten Temperaturen wurden im Dezember, Januar und Februar mit 16°C im Januar 1981 ermittelt. Die höchsten Werte in den Monaten April, Mai und Juni, von Juli an sank die Temperatur wieder bis Dezember.

3. Hydrographische Bedingungen

Die Untersuchungen der hydrographischen Verhältnisse in der Cienaga wurden ab 1970 intensiviert. Allerdings befassen sich die meisten Arbeiten fast ausschließlich mit den Schwankungen des jährlichen Salzgehaltes. Andere abiotische und hydrographische Faktoren wie die Temperatur, Strömungsverhältnisse und pH-Wert sind bisher nur wenig erforscht worden.

Allgemein sind folgende Faktoren, welche die Verteilung, die Abundanz und die Zusammensetzung der Fauna in den Mangrovelagunen bestimmen, bekannt:

1. Strömung
2. Temperatur
3. Salzgehalt
4. Substrat

3.1. Strömung

Richtungen und Intensität der Strömungsverhältnisse werden in der Cienaga durch nachstehende Faktoren am stärksten beeinflusst:

- a. Durch den Süßwassereinstrom der Flüsse, die aus der Sierra Nevada kommen und zum etwas geringeren Teil aus dem Rio Magdalena
- b. Durch den gezeiten-bedingten Meereswassereinstrom
- c. Durch Windrichtung und Windstärke (z.B. Nordostpassat)
- d. Durch die Corioliskraft; sie erzeugt eine Strömung, die entgegen dem Uhrzeigersinn an der Isla de Salamanca und weiter am Westufer entlang nach Süden verläuft.

Der Rio Magdalena wurde bisher als der größte Süßwasser-zufluß für die Cienaga angesehen (KAUFMANN und HERVERT, 1973; WIEDEMANN, 1973; VON COSEL, 1978). Im Laufe der Untersuchungen konnte jedoch festgestellt werden, daß dieser Einfluß weniger stark ist, als bisher angenommen wurde. Kraft und Geschwindigkeit der Strömung in der Cienaga

hängen überwiegend von der Menge des zufließenden Süßwasser ab.

Die Abb. 9(1) bis 9(4) zeigen Ursprung und Richtung der verschiedenen Strömungen während der beiden Untersuchungsperioden von etwa je einem Jahr. Hier sind im allgemeinen wenige Veränderungen zu beobachten. Am Anfang der Trockenzeit (Dezember) beginnt das Meerwasser in die Cienaga einzudringen. Die Wassermassen fließen während der Flutperioden überwiegend durch einen tiefen Kanal an der Westseite der Cienagamündung ein. Sie erreichen allmählich nicht nur den Südteil der Cienaga, sondern dringen auch teilweise am Ende der Trockenzeit (April) bis zu fünf Kilometer weit in den Flußmündungen ein, da in dieser Zeit der Süßwasserzufluß am geringsten ist. Während des Höhepunktes der Trockenzeit ist der Süßwasserzufluß in der Cienaga so unbedeutend und die horizontale Salinitätsverteilung so gleichmäßig, daß sich keine Wassermassen unterschiedlicher Salinität erkennen lassen.

Am Anfang der kleinen Regenzeit (ab Mai) steigt der Süßwasserpegel und damit die Süßwassermenge in den Flüssen, die am Südostufer der Cienaga einmünden. Dieser Süßwasserzufluß beeinflusst nur die südlichen und östlichen Gebiete. Während sie in dieser Zeit niedrige Salinitätswerte zeigen, bleibt die Salinität im Westen und Norden hoch. In der großen Regenperiode von Ende August bis Mitte Dezember erreichen die Süßwassermassen auch die Zentral- und Nordgebiete. Der Einfluß des Meerwassers ist nur noch unmittelbar in der Mündung (Boca de la Barra) erkennbar. Ein Seitenarm des Rio Magdalena steht am Westufer durch die Cienaga de Pajara! und den Cano Clarino bzw. Cano Grande mit der Cienaga in Verbindung, ohne die hydrographischen Verhältnisse der Lagune gravierend zu beeinflussen.

Während der stärksten Regenzeit wird die Cienaga von gleichzeitigen Zuflüssen verschiedenen Ursprungs über-

schwemmt, die horizontale Salinitätsverteilung ist fast homogen, es lassen sich deshalb keine bestimmten Süßwassermassen erkennen.

Eine langsame kreisförmige Strömung, deren Richtung sich im Laufe des Jahres kaum ändert, beherrscht das Zentralgebiet der Cienaga. So entsteht hier ein Gebiet mit verhältnismäßig geringen Salinitätsschwankungen.

Der stets in der Cienaga aus wechselnden Richtungen wehende Wind, am Tag in nordsüdlicher Richtung, in der Nacht in südnördlicher Richtung, beeinflußt durch seine treibende Kraft die Wassermassen entscheidend.

3.2. Temperatur

Die tagesperiodischen und jahreszeitlichen Schwankungen der Wassertemperatur in der Lagune werden durch folgende Faktoren bestimmt:

- a. Sonneneinstrahlungsdauer
- b. Bewölkungsgrad
- c. Wasserströmung
- d. Wind
- e. Zufluß von Meer- und Süßwasser
- f. Tiefe der Lagune

Die Wassertemperatur bleibt im Jahresverlauf konstant. Die Werte an der Wasseroberfläche zeigen während der beiden Untersuchungsperioden nahezu die gleiche Tendenz. Die Durchschnittstemperatur der Wasseroberfläche liegt im ganzen Jahr gleichmäßig bei 30°C ($\pm 3^{\circ}\text{C}$). Durch den ständig einwirkenden Wind und die geringe Tiefe der Lagune wird eine gute Durchmischung des Wasserkörpers gewährleistet, die vertikalen Unterschiede zwischen der Boden- und Oberflächentemperatur sind daher nur gering. PALACIO und PEREZ (1977) konnten feststellen, daß die vertikalen Temperaturunterschiede nicht mehr als 2°C betragen. Es gibt daher keinen tiefenabhängigen Temperaturgradienten.

Der normale tägliche Temperaturverlauf an der Untersuchungsstelle 2 variierte zwischen 27°C und 34°C, mit einem Temperaturmaximum zwischen 12 - 14 Uhr und einem Minimum zwischen 24 - 2 Uhr in der Periode 1976/1977. Die täglichen Schwankungen der Wassertemperatur lagen höher als die jährlichen Schwankungen der Durchschnittswerte.

Wie die Abb. 10 bis 24 darlegen, ist die jahreszeitliche Temperaturentwicklung an den 24 Stationen nahezu übereinstimmend. Die höchsten Temperaturen der Wasseroberfläche lagen an den meisten Untersuchungsstellen in den Monaten Juli und Oktober. Dabei wiesen die Stationen 22 im Juni mit 35,4°C und 21 im Oktober mit 35°C die stärkste Erwärmung auf. Dagegen traten die höchsten Temperaturen im Südostbereich im April und Mai auf, z.B. wurde an Untersuchungsstelle 19 im Mai 1978 eine durchschnittliche Temperatur von 34°C gemessen.

Während der Trockenperiode fließt ständig kühleres Wasser aus dem Meer in die Cienaga ein, dadurch liegen die durchschnittlichen Temperaturwerte in dieser Zeit im Zentral- und Nordbereich am niedrigsten: So betrug die mittlere Temperatur an Untersuchungsstelle 1 im Februar 26,1°C. Im Gegensatz dazu sinken die Temperaturen im Süd- und Ostbereich während der Regenzeit auf den tiefsten Stand: Der niedrigste Mittelwert wurde an Station 19 im November mit 29,5°C ermittelt.

Die Unterschiede zwischen den maximalen und minimalen monatlichen Temperaturen liegen in der Regel, als Folge der kälteren Süßwassermassen während der Regenzeit, höher als in der Trockenzeit. So beträgt diese Differenz an Untersuchungsstelle 24 im Oktober 1978 6°C.

3.3. pH-Werte

Bisher liegen nur wenige Arbeiten vor, die den pH-Wert des Wassers der Cienaga erörtern. Hierzu gehören JESKE (1976) und VON COSEL (1978). Sie ermittelten Werte zwischen 6,3 - 8,9 und 7,2 - 8,0 im Zeitraum September bis Dezember 1973.

Die Entwicklung der pH-Werte ist im Jahresverlauf unterschiedlich, wie die beigefügten Abb. 10 bis 24 erläutern. Während der ersten Untersuchungsperiode lagen die höchsten pH-Mittelwerte in den Monaten Juli und Oktober. Die Untersuchungsstelle 1 wies im Oktober einen Wert von 8,5 auf. An den Stationen in der Nähe der Flußmündungen zeigten sich während der ersten Untersuchungsperiode die höchsten Mittelwerte in der Trockenzeit im Februar und März. An Untersuchungsstelle 18 wurde ein pH-Wert von 8,6 im März ermittelt (Abb. 20). Im Zentral-, Nord- und Westteil wurden die niedrigsten pH-Mittelwerte während der ersten Untersuchungszeit im Mai/Juni gemessen, d.h. in der kleinen Regenzeit. Dabei wurden an Station 1 im Mai ein Mittelwert von 7,8 festgestellt (Abb. 10). Im Gegensatz dazu lagen die Werte an den Flußmündungen des Südostbereiches im September und November am niedrigsten. Dabei wies die Untersuchungsstelle 18 im September einen Mittelwert von 7,0 auf.

Während der zweiten Untersuchungsperiode, in der die pH-Werte nur einmal monatlich gemessen werden konnten, lagen die höchsten Werte im gesamten Untersuchungsgebiet in den Monaten Januar und Februar, so an Station 1 mit 8,1 und an Untersuchungsstelle 18 mit 9,1. Die niedrigsten Werte wurden im Nordwest- und Zentralbereich im Juni ermittelt: Der pH-Wert lag an Untersuchungsstelle 1 bei 7,6. Hingegen wurden im Südostteil die niedrigsten pH-Werte im Juli gemessen, wie an Untersuchungsstation 18 mit 6,8. Es muß hierbei allerdings beachtet werden, daß die zweite Untersuchungsperiode regenreicher als die erste war.

In der Regenzeit variierten die pH-Werte innerhalb des Monats stärker als während der Trockenperiode, besonders ausgeprägt im Süd- und Ostbereich. So pendelte der pH-Wert an Station 18 im November zwischen 6,8 und 8,2, an der gleichen Stelle dagegen in der Trockenzeit nur zwischen 8,2 und 8,4.

Die gute Durchmischung des Wasserkörpers der Cienaga bedingt nur geringe vertikale Unterschiede der pH-Werte zwischen Boden- und Oberflächenwasser, jedoch liegen die Werte an der Wasseroberfläche immer etwas höher als am Grund. So wurden im Juli 1981 z.B. an Station 1 ein pH-Wert von 8,5 an der Wasseroberfläche ermittelt, und in einer Wassertiefe von 11 m ein Wert von 8,0. Hier ist also nur ein kleiner tiefenabhängiger pH-Gradient erkennbar.

Der pH-Wert variierte im Laufe der beiden Untersuchungsperioden mit 6,3 bis 9,1 beträchtlich. Dabei unterliegt der Zentral- und Nordwestbereich weit geringeren Schwankungen als der Südostbereich. Während an Untersuchungsstelle 1 der Unterschied zwischen Maximum und Minimum der pH-Mittelwerte im Jahre 1978 nur 0,6 beträgt, liegt der entsprechende Wert an Station 18 bei 1,7. In den Süd- und Ostteilen der Lagune zeigen die pH-Werte eine Korrelierbarkeit mit den Salinitätsschwankungen und den Niederschlagswerten. In der großen Regenzeit wurden die niedrigsten pH-Werte gemessen. Dagegen ist im Nord- und Zentralteil kein deutlicher Zusammenhang zwischen den Schwankungen der Salinität und den pH-Werten erkennbar. Obwohl dort die niedrigsten Werte zu Beginn der kleinen Regenzeit ermittelt wurden, stiegen die pH-Werte rasch wieder, während die Salinität weiter sank. Im Nord- und Zentralteil der Cienaga bleiben die pH-Werte höher als im Süd- und Ostbereich. In der Trockenzeit ist kein gravierender Unterschied zu den normalen pH-Werten von 7,5 bis 8,4 des freien Meeres zu beobachten.

Die pH-Werte liegen in der Regel im alkalischen Bereich, erreichen aber während der Regenzeit neutrale oder sogar geringfügig acide Werte. Diese sauren Werte kommen nur sehr kurzfristig zur Geltung, da der pH-Wert sehr rasch wieder ansteigt. Dieses Phänomen hat mit großer Wahrscheinlichkeit seine Ursache im hohen Pufferungsvermögen des Cienaga-Wassers. Die Schwankungen der pH-Werte sind einerseits abhängig von den Niederschlagsbedingungen und den damit verbundenen Süß- und Meerwasserzuflüssen, andererseits von der Aktivität der reduzierenden Bodenorganismen.

3.4. Salinität

Seit 1969 wurde der Salzgehalt des Wassers der Cienaga in unregelmäßigen Zeitabständen untersucht. AVILA(1973) ermittelte im Zeitraum von Dezember 1969 bis Oktober 1970 Werte zwischen 29,6 ‰ im Nordbereich im Mai und 0,13 ‰ im Oktober vor der Mündung des Rio Fundacion. Nach VON COSEL (1978) schwankte die Salinität in der Cienaga während der Periode von September 1970 bis August 1972 zwischen 36,5 ‰ im Mai 1972 im Nordbereich und 0,0 ‰ im November 1970 in der Südcienaga. Nach PALACIO und PEREZ (1977) variieren die Salinitätswerte im Nordbereich im Zeitraum Juni 1976 bis Juli 1977 zwischen 9 und 37 ‰. Während dieser Periode wurden die höchsten Werte im Januar und Februar und die niedrigsten im Oktober und November ermittelt.

Die Schwankungen des Salzgehaltes werden überwiegend durch folgende Faktoren bestimmt:

- a. Zufluß von Meer- und Süßwasser
- b. Gezeiten
- c. hohe Verdunstung
- d. Wassertiefe
- e. Wasserbewegung

Die Salinitätswerte unterliegen in der Lagune erheblichen zeitlichen und räumlichen Schwankungen. So variierten die

Werte der Wasseroberfläche im Laufe der ersten Untersuchungszeit zwischen 0,6 und 39,6 ‰ (Abb. 25 bis 36). Ab Dezember stiegen im ganzen Untersuchungsgebiet die Werte, sie erreichten am Ende der Regenzeit während der ersten Untersuchungsperiode im Zeitraum von Februar bis März 1978 eine weitgehende horizontale und vertikale Homogenität mit Durchschnittswerten von über 30 ‰. Hierbei wiesen die im Nordbereich liegende Untersuchungsstelle 1 mit 36,4 ‰ und die im Südbereich vor der Mündung des Rio Aracataca liegende Station 18 mit 34,1 fast übereinstimmende Werte auf.

Während der Trockenzeit ist der Süßwasserzufluß stark reduziert. Durch die hohe Verdunstung liegen die Salinitätswerte im Nordteil der Lagune über den Werten des offenen Meeres; die Salinität erreichte an der Untersuchungsstelle 3 im April eine Höhe von 39,6 ‰. Hier wurden auch während dieser Zeit die höchsten mittleren Werte gemessen, nämlich an Station 1 mit 37,1 ‰ und im Südostteil an der Station 18 im März 34,1 ‰. Im Südostteil variierte die Salinität schneller und im stärkeren Umfang als im übrigen Gebiet, da dieses Gebiet am stärksten den wechselnden Süßwasserzuflüssen unterworfen ist. Diese Süßwassermassen verteilen sich von hieraus über das ganze Haff. Innerhalb von drei Monaten schwankten hier die mittleren Werte von 34,1 im März bis 7,8 im Juni, während die entsprechenden Werte an der Untersuchungsstelle 1 von 36,4 bis 30,2 ‰ variierten.

Die Salinität sank in der ersten Untersuchungsperiode bis November kontinuierlich; in dieser Zeit wurden die niedrigsten Werte im ganzen Gebiet ermittelt, z.B. 12,9 ‰ an Untersuchungsstelle 1 und 2,6 ‰ an Station 18. Die Salinitätsverteilung in der Cienaga in der zweiten Periode wird auf den Abb. 37(3) und 37(4) dargestellt. Während der zweiten Untersuchungsperiode von Oktober 1980 bis Juli 1981 variierte die Salinität an der Wasseroberfläche zwischen 36,9 ‰ an Untersuchungsstelle 24 im März und 0,1 ‰ an Station 18

im Juli. Es muß hierbei betont werden, daß während dieser Periode die Salinitätswerte nur einmal pro Monat ermittelt werden konnten. Während aber im Nordwestbereich die höchsten Werte im März und April gemessen wurden, erreichte die Salinität im Südostbereich ihr Maximum schon im Februar. Im Juli 1981 unterlag die ganze Cienaga dem starken Süßwasserzufluß der Regenzeit und zeigte daher ihre niedrigste Salinität. Sie wies an Untersuchungsstelle 1 im Mündungsbereich einen Wert von 1,0 ‰ auf und an Untersuchungsstation 18 an der Mündung des Rio Fundacion wurde eine Salinität von 0,1 ‰ ermittelt.

Die Salinitätswerte liegen in der Cienaga am Boden immer höher als an der Wasseroberfläche. Dieser Unterschied ist aber normalerweise nur geringfügig wegen der geringen Wassertiefe und des Windeinflusses. So wurden im Mai 1981 in der ganzen Lagune maximal vertikale Unterschiede von 1,0 bis 1,5 ‰ gemessen. Im Gegensatz dazu wurden während der Regenzeit 1976 an den Untersuchungsstationen 2 und 24 im Nordbereich maximale Unterschiede von 5 bis 15 ‰ ermittelt (PALACIO und PEREZ, 1977). Diese erheblichen Differenzen in 2m Wassertiefe wurden zu Beginn der größten Regenzeit durch zwei verschiedene Wassermassen bewirkt. Am Anfang der Regenzeit läuft das Süß- und Brackwasser an der Oberfläche in Richtung Meer und das Meerwasser dringt am Boden entlang in die Cienaga ein. Während der großen Regenzeit und in der Trockenzeit treten kaum vertikale Salinitätsunterschiede auf, da die Cienaga jeweils unter dem Einfluß von Süßwasser oder Meerwasser steht.

Auch am Anfang der großen Regenzeit 1976 beobachtete PALACIO und PEREZ (1977) an Untersuchungsstelle 2 ein Variieren der Salinität im Verlauf eines Tages von 9 bis 30 ‰. Dagegen blieben die Werte während der hohen Punkte der Regen- und Trockenzeit verhältnismäßig konstant. Nur im engeren Nordbereich der Mündung ins Meer waren starke tägliche Schwankungen und vertikale

Unterschiede der Salinität zu bemerken. Die Gezeiten im karibischen Meer sind mit einem Tidenhub von 20 - 30 cm gering und die Verbindung der Cienaga zum Meer hat nur eine Breite von 200 bis 250 m. Daher kommen die Gezeiten nur im engeren Mündungsbereich zur Wirkung.

Nach AVILA (1973) wurden die höchsten Salinitätswerte im Mai und die niedrigsten im Oktober 1970 gemessen. VON COSEL (1978) ermittelte die höchsten Werte im April und Mai 1972 und die niedrigsten im Oktober/November 1970, während in meiner Untersuchungsperiode die höchsten Werte im März und April 1978 und Februar 1981, die niedrigsten im November 1978 und Juli 1981 festgestellt wurden. Der Zeitpunkt der höchsten und niedrigsten Salinitäten sowie die Stärke der Schwankungen innerhalb eines Jahres unterliegen daher keinen einheitlichen Tendenzen.

Die Periode niedriger Salinität ist im Süd- und Ostteil ausgedehnter als im übrigen Gebiet. In der nördlichen Cienaga ebenso wie im Einflußbereich des Magdalenastromes im Westen treten dagegen längere Perioden höherer Salinität auf. In beiden Untersuchungsperioden wurden überwiegend ähnliche Entwicklungen der Salinität im Jahresverlauf ermittelt. Allerdings begann während der zweiten Untersuchungsperiode das Absinken der Salinitätswerte früher als in der ersten Periode, da das Jahr 1978 eine besonders starke Trockenzeit brachte.

Der Salinitätsgrad des größten Teiles der Lagune wird hauptsächlich durch die jahreszeitlich bedingten unterschiedlichen Süßwasserzuflüsse und die jeweilige Verdunstungsrate bestimmt. So besteht eine enge Beziehung zu den Niederschlagsmengen in der Sierra Nevada de Santa Marta und der Bananenzone. Die Salinität mit ihren jahreszeitlichen Schwankungen ist ein sehr wichtiger abiotischer Faktor in der Cienaga und bestimmt in erster Linie die Verbreitung und Verteilung der Fauna.

3.5. Sauerstoff

Die Sauerstoffwerte liegen in der Cienaga relativ hoch. Das Wasser bleibt durch Wind und Strömung in ständiger Bewegung. Allerdings kann der Sauerstoffgehalt am schlammigen Boden und an einigen Stellen im Bereich der Mangrovewurzeln bis zum Nullpunkt sinken.

Wie die Abb. 38 zeigt, variieren die Sauerstoffwerte im April 1978 an der Wasseroberfläche zwischen 3,24 und 6,72 mg/l. Nach den Beobachtungen von CAMACHO (1978) schwankten die Sauerstoffwerte im Laufe des Jahres 1978 zwischen 5,9 und 7,8 mg/l an der Wasseroberfläche und zwischen 3,1 und 5,6 mg/l am Boden.

3.6. Trübstoffgehalt

Das Wasser der Cienaga ist durchweg trübe. Die Winde, die das Wasser fortwährend in Bewegung halten, die geringe Tiefe und der überwiegend aus Schlamm bestehende Boden, der von der Wasserbewegung aufgewirbelt wird, sowie das von den Süßwassermassen aus der östlich der Lagune gelegenen Sumpfebene verdriftete Sediment beeinträchtigen die Unterwassersichtweite. Sie schwankte im Zeitraum Juni 1976 bis Juli 1977 an der Untersuchungsstelle 2 zwischen 30 und 150 cm (Abb. 39). Die höchste Transparenz besteht während der Trockenzeit als Folge des in der Cienaga eindringenden Meerwassers. CAMACHO (1978) registrierte eine durchschnittliche Sichttiefe von 42 cm von Oktober 1977 bis Mai 1978.

4. Beschreibung der Biotope

4.1. Die Cienaga Grande als Teil des Deltagebietes vom Rio Magdalena

Als größter und wasserreichster Fluß Kolumbiens bildet der Magdalenasstrom an der Mündung in das karibische Meer ein breites Delta, das sich zwischen der Sierra Nevada im Osten und seiner Mündung nordwestlich von Barranquilla erstreckt. Das Magdalena-Delta besteht aus zahlreichen durch Kanäle miteinander verbundenen Lagunen, auch bestehen Kanalverbindungen zum Hauptarm des Stromes.

Die Cienaga Grande stellt die bedeutendste Lagune des Magdalenedeltas dar. Nach WIEDEMANN(1973) bildete sie sich in den vergangenen 2300 Jahren infolge eines allmählichen Anstiegs des Meeresspiegels um ungefähr zwei Meter. Vor der Transgression war diese Gegend ein Sumpf vom Typ der Everglades. Die heutige subaquatische Topographie ist ein direktes Abbild der lokalen Unterschiede in der Sedimentationsrate der Ablagerungen. Es wurde festgestellt, daß im Ost- und Südbereich der Lagune die Sedimentation mit 30 cm in Hundert Jahren am stärksten wirkt. Nach VON COSEL (1978) bringt dagegen das während der Regenzeit durch Mangrovesümpfe vom Westen und Südwesten eindringende Wasser des Rio Magdalena unbedeutende Sedimentmengen mit, da die Mangroven als Filter dienen, in denen die Sedimente schon vorher anlagern.

Die Sedimentation und die damit verbundenen Bodenstruktur der Cienaga wird im wesentlichen durch folgende Faktoren beeinflusst:

1. Gezeitenverhältnisse
2. Strömungsverhältnisse innerhalb der Lagune
3. Zuflüsse von Süß- und Meerwasser
4. Laubfall im Bereich der Mangrovesümpfe

Die Verteilung der unterschiedlichen Bodenstrukturen ist auf der Abb. 40 erläutert. Hier wird deutlich, daß der Boden der Cienaga vorwiegend aus Schlamm besteht. Hart-

substrate finden sich in Form von Austernbänken und Mangrovewurzeln und auch im engeren Mündungsbereich an der westlichen Uferzone als Steindämme. Sandboden ist nur in einigen kleinen isolierten Bereichen am Nordufer der Cienaga zu finden.

4.2. Charakterisierung der Substrattypen

4.2.1. Uferzone-Mangrovegebiete:

Am Rande der Cienaga in der Gezeitenzone wachsen die Mangroven. Unmittelbar am Ufer ist hauptsächlich Rhizophora mangle zu finden, dahinter im weiteren Uferbereich oder gelegentlich zusammen mit R. mangle siedelt Avicennia germinas, noch weiter und normalerweise auf festem Boden ist Laguncularia racemosa anzutreffen, dazwischen findet sich auch, aber nur vereinzelt Conocarpus erectus. Die Wachstumsgebiete dieser vier Arten überschneiden sich im allgemeinen. Unter ihnen ist besonders Rhizophora mangle als ökologisch bedeutsam zu betrachten. Diese Art besitzt respiratorische Wurzeln, die auch noch im sauerstoffarmen Boden oder bei hoher Salinität ein Wachstum garantieren. Der größte Teil der Wurzeln liegt unter der Wasseroberfläche und dient zahlreichen Invertebraten als Lebensraum. Der von R. mangle besiedelte Boden besteht überwiegend aus sauerstoffarmen Schlamm. Hier wird das von den Flüssen verdriftete organische Material bei stark reduzierter Wasserbewegung abgesetzt und unter Freisetzung von H_2S anaerob abgebaut.

Am Ufer der Isla de Salamanca mit normalerweise trockenem Boden und spärlichen Mangrovebeständen bilden sich kleine isolierte Grasflächen, überwiegend von Batis maritima. Dieses Biotop wird ausschließlich von semiterrestrischen Brachyurenarten bewohnt.

In der Regenzeit erreichen zahlreiche aus den Flüssen verdriftete kleine Schwimmpflanzeninseln, vorwiegend von Eichornia crassipes, das Süd-, Südost- und Ostufer der Lagune, bei starkem Süßwasserzufluß sogar die nördliche

Cienaga. Einige limnische Arten werden auf diese Weise bis dorthin transportiert.

Im engeren Mündungsbereich am Westufer bilden aufgeschüttete Steindämme die Uferbefestigung. Vorwiegend während der Regenzeit unterliegt dieses Gebiet in seinen ökologischen Bedingungen starken täglichen Schwankungen, da sich Strömung und tägliche Salinitätsschwankungen intensiver auswirken. In der Trockenzeit hingegen überwiegt hier der Seewassereinfluß. Daher siedeln dort hauptsächlich oligohalin-marine Invertebraten.

4.2.2. Austernbänke:

Im Gegensatz zu anderen Gebieten im karibischen Meer bewohnt Crassostrea rhizophorae in der Cienaga überwiegend den Boden und nur gelegentlich im Nordbereich die Wurzeln und Stämme von Rhizophora mangle. Die Austernbänke erstrecken sich normalerweise im Flachwasser bis zu Wassertiefe von 1,5 m. Sie bilden das einzige Festsubstrat am Boden und verteilen sich im ganzen Haff, sind aber im Norden am Ufer der Isla de Salamanca und in der Zentral-Cienaga besonders ausgedehnt. Im Süden finden sich nur einige isolierte Bänke. Als Untergrund zur Bildung und Ausdehnung der Bänke dienen die Schalen der Bivalvier Crassostrea rhizophorae und im geringeren Maße die von Polymesoda arctata, Mytilopsis sallei sowie die Röhren des Polychäten Hydroides sp. und der Panzer des Cirripedier Balanus amphitrite niveus. Unter günstigen Bedingungen wird dieses so entstandene Hartsubstrat von neuen Larven, besonders von der Auster Crassostrea rhizophorae besiedelt. In der Regenzeit werden die Austernbänke von einer dünnen Schlammschicht bedeckt, besonders im Südbereich in der Nähe der Flußmündung. Dabei wird der Filtrationsprozess stark behindert, und infolge dessen sterben die Tiere ab. Die Austernbänke zeigen unterschiedliche Ausdehnungen und Besiedlungsdichten und sind durch Schlammflächen voneinander isoliert. Sie sind im Vergleich zu anderen Biotopen der Lagune arten- und individuenreicher.

4.2.3. Sandböden:

Bei den Sandböden sind im allgemeinen zwei verschiedene Sandformen zu unterscheiden: Feinsand und Mischsand. Feinsand finden wir vor allem im Mündungsbereich der Cienaga, Mischsand am Ufer der Isla de Salamanca. VON ERFFA (1973) untersuchte die Herkunft und Zusammensetzung der Sande. Sie werden in die Cienaga durch den Wind, die Erosion und die Seewassermassen verdriftet.

Die Breite der Cienaga-Mündung unterliegt einem jahreszeitlichen Rhythmus. In der Trockenzeit wird durch die Einwirkung der Gezeiten der Mündungsbereich durch Sandablagerungen verengt. Diese Ablagerungen werden in der Regenzeit durch die dabei anfallenden Brackwassermassen wieder in die karibische See hinausgespült. Am Ufer der Isla de Salamanca werden dagegen die Sandflächen in dieser Zeit von einer dünnen Schlammschicht bedeckt. In der Lagune sind Sandflächen kaum zu finden.

4.2.4. Schlammböden:

Reiner Schlammboden findet sich nur unmittelbar in den Flußmündungen. Der größte Teil des Cienaga-Grundes besteht aus Schlamm und Molluskenschalen, überwiegend von Polymesoda arctata und Crassostrea rhizophorae. Ausdehnung und Tiefe der schlammigen Flächen sind von den jahreszeitlich wechselnden hydrographischen Bedingungen abhängig. Die Sedimentation wird während der Regenzeit verstärkt. Der Schlammboden ist im allgemeinen sehr sauerstoffarm und bietet daher nur wenigen angepaßten Arten Lebensmöglichkeit.

5. Biozöosen

5.1. Ufergebiet-Mangrove:

Die Gezeiten sind in der karibischen See nur schwach wirksam, der Tidenhub beträgt etwa 20-30 cm; ein höherer Wasserstand wird nur durch stärkere Seewinde verursacht, die aber nie von längerer Dauer sind. Die meisten der an Mangrove-wurzeln lebenden Invertebraten bleiben während des Niedrigwassers vorübergehend oberhalb des Wasserspiegels im Luftmedium; sie siedeln demnach überwiegend in der Gezeitenzone. In der nordwestlichen meerwärts gelegenen Cienaga bilden sie die größten Populationen und unter ihnen wiederum die Crustaceen die bedeutendste Gruppe nach ihrer Art- und Individuenzahl. Infolge starker Sonneneinstrahlung mit entsprechend hoher Wasserverdunstung und des wechselnden Süßwasserzuflusses schwankt die Salinität schnell.

Die Wurzeln und Stämme der Mangroven sind das wichtigste am Ufer der Cienaga Grande zu findende Hartsubstrat. Die Invertebratenfauna ist hier im Vergleich zu anderen Mangrovegebieten der karibischen See arm an Arten und Individuen. Fast alle hier lebenden Invertebraten sind euryhalin oder gehören marinen Arten an, die Brackwasser tolerieren. Nur wenige Invertebratenarten sind ständig an den Mangrove-wurzeln anzutreffen.

Die Makroinvertebraten und deren Substrate sind auf Tab. 1 dargestellt. Im Supralitoral findet sich neben dem einzigen in der Cienaga für Mangrovewurzeln und Stämme typischen Mollusk Littorina angulifera die Brachyurenart Aratus pisonii. Beide bewohnen die Stämme von Rhizophora mangle und Avicennia germinas und bleiben fast immer oberhalb der Wasserlinie. Sie ernähren sich von Mangroveblättern und sind daher in ihrem Lebensraum auf die Mangrovezone beschränkt. Eine weitere Brachyure, Goniopsis cruentata, besiedelt die Mangrovewurzeln etwas tiefer, aber doch meistens oberhalb der Gezeitenzone und ist nur in diesem Habitat zu finden.

Noch tiefer, nämlich im Eulitoral, leben die Grapsidae Pachygrapsus gracilis und auch vereinzelt Pachygrapsus transversus auf den Mangrovewurzeln; sie zeigen eine deutliche Klein-zonierung. Die an den Wurzeln je nach Jahreszeit wachsenden Algen Polysiphonia subtilisima, Chaetomorpha gracilis und Enteromorpha linguata dienen diesen Brachyuren als Nahrung.

Als wichtigste Muschel gilt in der Cienaga die Auster Crassostrea rhizophorae. Sie bevorzugt Hartsubstrat am Boden und siedelt nur vereinzelt auf Mangrovewurzeln in der Eulitoralzone. Hingegen ist diese Art in vergleichbaren Lebensräumen anderer Gebiete des karibischen Meeres wie bei Kuba und Puerto Rico häufig anzutreffen. Auf den hier lebenden Austern finden sich die Hydroidpolypen Calyptospadix cerula sowie während der Trockenzeit Obelia dichotoma und O. tottoni, seltener auch der Polychät Hydroides sp. Die drei letztgenannten Arten bevorzugen als Siedlungsraum Austernbänke, während die Bryozoenart Conopeum seurati Mangrovewurzeln und hier festsitzende Austern bewohnt. In den Lücken zwischen den Austernindividuen finden verschiedene Arten, wie die Aktinie Aiptasia tagetes, der errante Polychät Neanthes succinea, die Garnele Alpheus heterochaelis, die Porcellanide Petrolisthes armatus und der Balanide Balanus amphitrite niveus, die beide als Filtrierer leben, ihr Habitat. Weitere Invertebratenarten sind die omnivoren Anomuren Clibanarius vittatus und Clibanarius cubensis, sowie die Raubkrebse Eurypanopeus dissimilis und Glyptoplax sp. Von ihnen erreichen die mobilen Arten auch tiefere Zonen des Eu- und Infra-litorals. Auch der die Austernschalen durchbohrende Polychät Polydora websteri ist hier anzutreffen. Als stärkster Raumkonkurrent von Crassostrea rhizophorae in diesem Biotop ist die während der Regenzeit am häufigsten vorkommende Muschel Mytilopsis sallei anzusehen. Sie siedelt auf Mangrovewurzeln oder den dort festsitzenden Austern und gilt zusammen mit Brachidontes exustus als Filtrierer. Die räuberischen Schnecken Thais haemastoma floridiana, Thais trinitatensis und Melomelomelona melongena finden sich hier nur vereinzelt. Als Beute

dient ihnen nicht nur die Auster Crassostrea rhizophorae, sondern auch die Muschel Polymesoda arctata. Die auch im Schlamm lebende Schnecke Neritina virginea findet hier als Detritusfresser reichlich Nahrung.

Im Uferbereich, oberhalb der Gezeitenzone, baut der Krebs Sesarma angustipes seine Höhlen. Sie liegen vor allem im Laub und Humus am Rande der Mangrove unmittelbar am Ufer und auch vereinzelt an schattigen Stellen im Sand. Der Krebs nährt sich von den herabfallenden Blättern der Mangroven. Die omnivoren Winkerkrabben Uca rapax und Uca vocator besiedeln den schlammigen Boden unter den Mangroven oder die grasartige Pflanze Batis maritima. Dieses Habitat wird auch von der Schnecke Melampus coffeus bewohnt.

Der semiterrestrische Krebs Ucides cordatus bevorzugt den festen und trockenen Boden am Rande der Mangroven, wo er pflanzliche Nahrung findet. Der omnivore Krebs Cardisoma guanhumi baut seine Höhlen im weiten Uferbereich oberhalb der Gezeitenzone. Der Siedlungsraum von C. guanhumi liegt manchmal auch außerhalb der Mangrove im sandigen Gebiet des Festlandes mit Batis maritima, auch Gecarcinus lateralis findet hier seine rein pflanzliche Nahrung. Während die eben genannten Arten als Nahrungsabfallende Blätter benötigen, parasitieren der Isopode Sphaeroma sp. und die Bivalvier Martesia striata und Bankia fimbriatula an den Wurzeln von Rhizophora mangle im Bereich der Gezeitenzone.

5.2. Felslitoral:

Steinschüttungen bilden das Litoral des engeren Mündungsreiches, in welchen die ökologischen Bedingungen starken Schwankungen unterliegen. Daher hat sich hier eine starke charakteristische Lebensgemeinschaft gebildet, die entsprechend der Jahreszeit einen Wechsel ihrer Zusammensetzung erfährt.

Oberhalb der Gezeitenzone siedelt die auch an Mangrove-wurzeln anzutreffende herbivore Schnecke Littorina angulifera und die ebenfalls herbivoren Krebse Grapsus grapsus und Pachygrapsus transversus, deren ausschließliche Nahrung Algen sind.

Etwas tiefer in der Gezeitenzone und nur hier lebt die Schnecke Nerita tessellata. Auch die überall in der Cienaga an Hart-substrat festsitzende Auster Crassostrea rhizophorae ist hier zu finden. Die nur vereinzelt beobachtete Muschel Isognomon alatus bewohnt ausschließlich diesen Biotop. Die Raubschnecken Thais haemastoma floridiana, Thais trinitatis und Melongena melongena sind Freßfeinde der Austern. Die Gehäuse dieser Schnecken dienen wiederum als Siedlungssubstrat für die fil-trierende Schnecke Crepidula convexa. Die Muschel Brachi-dontes exustus siedelt direkt auf dem Fels, ist aber nur vereinzelt zu beobachten.

Unter den Coelenteraten kommen die Epibionten der auf den Steinen wachsenden Austern die Hydroidpolypen Calyptospadix cerula, Obelia tottoni, O. dichotoma und die Aktinie Aiptasia tagetes vor. Crassostrea rhizophorae ist hier wie in allen ihren Siedlungsgebieten in der Lagune von dem die Schale durchbohrenden Parasiten Polydora websteri be-fallen. Eine weitere, aber sessile Polychätenart Hydroides sp. wächst nicht nur direkt an den Steinen, sondern besiedelt auch die Schalen lebender Austern. Bei Salinitäten von etwa 20 ‰ und gleichzeitig auftretenden starkem Planktonangebot siedeln die Austern verstärkt. Unter diesen Bedingungen treten die schon als Bewohner der Mangrovetwurzeln genannten Krebse Eurypanopeus dissimilis, Petrolisthes armatus und der Ein-siedlerkrebse Clibanarius vittatus auf.

5.3. Austernbänke:

Im vorwiegend schlammigen Boden der Cienaga bilden die Austernbänke das einzige verfestigte Substrat. Wie schon die Mangrovetwurzeln sind auch die Austernbänke nur von wenigen

Arten mit sehr großer Individuenzahl besiedelt. Dabei ist die Besiedlung im Mündungsgebiet wieder artenreicher als im übrigen Bereich. Ein großer Teil der an Mangrovewurzeln gefundenen Invertebraten siedelt auch auf den Austernbänken.

Der Krebs Eurypanopeus dissimilis ist unter den Brachyuren die auf den Austernbänken am zahlreichsten vertretene vagile Form. Diese Art bewohnt das Lückensystem zwischen den einzelnen Austern und findet hier Schutz und ausreichende Nahrung.

Die am Boden wachsenden Austern werden vielfach von sessilen Epibionten besiedelt, so von den Hydroidpolypen Calyptospadix cerula, Obelia dichotoma und O. tottoni sowie der Aktinie Aiptasia tagetes. Zwischen den Kolonien lagern sich die Sedimente ab, wodurch die Nahrungsaufnahme der Austern eingeschränkt wird. Weitere sessile Besiedler dieses Biotops sind der Polychät Hydroides sp., der Cirripedier Balanus amphitrite niveus und die Bryozoe Conopeum seurati. Unter den Mollusken ist die Muschel Mytilopsis sallei in den Austernbänken am häufigsten anzutreffen. Sie kann unter günstigen Bedingungen die Austern vollständig überwachsen, ist daher nicht nur als Nahrungs- sondern auch als Raumkonkurrent von Crassostrea rhizophorae anzusehen. Hierher gehört auch die seltenere Muschel Brachidontes exustus.

Die Einsiedlerkrebse Clibanarius cubensis und Clibanarius vittatus bewohnen die verlassenen Gehäuse der Schnecken Melongena melongena und Thais haemastoma floridiana. In den Ausgängen der verlassenen Gehäuse von Melongena melongena und Thais haemastoma floridiana, die von den Einsiedlerkrebsen Clibanarius vittatus und Clibanarius cubensis besetzt sind, setzt sich die Schnecke Crepidula plana fest. Sie filtert ihre Nahrung aus dem Wasserstrom, der von den Einsiedlerkrebsen beim Zerkleinern der Beute verursacht wird. Hingegen bewohnt Crepidula convexa fast ausschließlich Austernschalen oder das Gehäuse lebender Thais trinitatensis.

Unter günstigen Bedingungen können die Muscheln Crassostrea rhizophorae und Mytilopsis sallei dichte Bestände bilden. In den Zwischenräumen wiederum finden andere Invertebraten geeigneten Lebensraum, so unter den Polychäten der an allen Substraten vorkommende Errantier Neanthes succinea, die nur vereinzelt anzutreffende sessile Branchiomma nigromaculata und die ebenfalls sessilen Sabella microphthalma und Loimia medusa.

Der Detritusfresser Alpheus heterochaelis ist die häufigste Garnele auf den Austernbänken, noch vor Synalpheus fritzmuelleri und Palaemon northropi. Sie alle bevorzugen die Lückenräume zwischen den einzelnen Austern, in denen sie Schutz und Nahrung finden. Weitere in diesem Biotop gelegentlich anzutreffenden Garnelen sind die auch wirtschaftlich bedeutsamen Detritusfresser Penaeus aztecus, P. schmitti und P. duorarum. Während der Trockenzeit suchen sie zwischen den Thalli der auf den Austern-Bänken wachsenden Alge Grateloupia filicina Schutz. Eine eventuelle Bedeutung dieser Algen als Nahrung der Garnelen konnte nicht bestätigt werden.

Die Austernbänke sind ferner häufig von den Krebsen Eurypanopeus dissimilis und Glyptoplax sp. bewohnt. In den Zwischenräumen zwischen den einzelnen Austern finden sie ebenfalls Nahrung und Schutz. Dazu kommen die Raubkrebse Panopeus herbstii, Panopeus americanus und Menippe nodifrons wie auch die Schwimmkrebse Callinectes sapidus, Callinectes bocourti und Callinectes danae. Die genannten Arten sind typische Muschelräuber. Allerdings ist ihre Raubaktivität auf die juvenilen Stadien beschränkt, bevorzugt auf Crassostrea rhizophorae.

Die detritusfressende Schnecke Neritina virginea ist das häufigste Mollusk in diesem Biotop. Sie bewohnt nur die Oberfläche der Bänke, und ist in dem tieferen Bereichen der Bänke nicht zu finden. Von größerer Bedeutung ist hier das Vorkommen der Raubschnecke Melongena melongena, Thais haemastoma floridiana und Thais trinitatensis.

Als Nahrung dienen ihnen nicht nur die Auster Crassostrea rhizophorae, sondern auch in geringerem Maße Polymesoda arctata. Nur sporadisch und kurzfristig sind die Mollusken Petricola pholadiformis, Protothaca pectorina, Sphenia antillensis und Anachis varia zu beobachten. Die wirtschaftlich bedeutsame Muschel Polymesoda arctata war nur noch vereinzelt während eines kurzen Zeitraumes im Jahre 1978 anzutreffen.

In der südlichen Cienaga bildet sich Hartsubstrat überwiegend aus Austernschalen. Es dient unter günstigen Bedingungen wenigen euryöken Invertebratenarten als Lebensraum. Der Muschel Mytilopsis sallei ist es als erster möglich hier zu siedeln. Mit zunehmender Besiedlungsdichte von Mytilopsis können die Aktinie Aiptasia tagetes, der Polychät Neanthes succinea und die Krebse Eurypanopeus dissimilis und Glyptoplax sp. folgen, gelegentlich auch der Cirripedier Balanus amphitrite niveus.

5.4. Schlammboden:

Reiner Schlammboden ohne mehr oder weniger starke Beimischungen von Schill ist in der Cienaga nur sehr vereinzelt zu finden. Neben den in der Lagune stark wechselnden abiotischen Faktoren spielt bei diesen Böden der Mangel an Sauerstoff für die Ansiedlung der Invertebratenfauna eine entscheidende Rolle.

Eine ständige Besiedlung des reinen Schlammbodens ist nur dem Polychät Neanthes succinea möglich. Auch die Muschel Polymesoda arctata tritt hier massenhaft, jedoch nur zeitweise, auf. Die überall anzutreffenden Schwimmkrebse Callinectes sapidus, Callinectes bocourti und Callinectes danae suchen auch hier ihre Nahrung unter den Mangrovewurzeln im Schlamm.

Auf dem aus einer Mischung von Schlamm und Schalen der Bivalvier Crassostrea rhizophorae und Polymesoda arctata gebildeten Boden entwickeln sich unter günstigen ökologischen Bedingungen im ganzen Haff dichte Populationen der Muschel Mytilopsis sallei. Sie bieten die Voraussetzungen zur Entstehung neuer

Lebensgemeinschaften. In den engen Räumen zwischen den einzelnen Tieren finden die mobilen Polychäten Neanthes succinea und Lepidonotus variabilis Nahrung und Schutz. Die sehr beweglichen Garnelen Penaeus aztecus, Penaeus schmitti und Penaeus duorarum suchen auch hier gelegentlich ihre Nahrung.

Mit zunehmender Besiedlungsdichte von Mytilopsis sallei kommen in diesem Biotop als Vertreter der Decapoden die Krebse Eurypanopeus dissimilis und Glyptoplax sp. hinzu. Nur während kurzer Zeit und nur in kleinen Populationen sind auch die Muscheln Chione cancellata, Chione subrostrata, Anomalocardia brasiliana, Protothaca pectorina, Tellina diantha und Tagelus plebeius anzutreffen. Die während der Periode September 1970 bis August 1972 dominierenden Schnecken Pyrgophorus parvulus und Pyrgophorus sp. (VON COSEL, 1978) waren im Laufe der Untersuchung nicht mehr zu beobachten. In einem späteren Abschnitt werden die Ursachen diskutiert. Hingegen bewohnt Neritina virginea kontinuierlich, wenn auch nicht so zahlreich, dieses Biotop.

5.5. Sandboden:

Sandboden beschränkt sich auf den Nordteil der Lagune und ist nur wenig von Invertebraten besiedelt. Die ökologischen Bedingungen wechseln hier ständig, deshalb treten die in diesem Biotop entstehenden Lebensgemeinschaften nur während kurzer Zeiträume auf.

Die Einsiedlerkrebse Clibanarius vittatus und Clibanarius cubensis und vereinzelt der Porcellanidae Petrolisthes armatus leben hier als Vertreter der Anomuren. Unter den Brachyuren suchen hier die Schwimmkrebse Callinectes sapidus, Callinectes bocourti und Callinectes danae ihre Nahrung.

Die nach VON COSEL (1978) im Sandboden als Leitform genannte Muschel Tagelus plebeius wurde im Laufe der Untersuchungsperiode nur vereinzelt angetroffen, allerdings auch nur im Schlammboden. In der späteren Diskussion soll hierauf noch näher eingegangen

werden. Die Muschel Anomalocardis brasiliana konnte hingegen massenhaft, wenn auch nur kurzfristig, in diesem Biotop beobachtet werden. Weitere hier vorkommende Mollusken sind die Schnecken Neritina virginea und nur vereinzelt die Raubschnecken Melongena melongena und Thais haemastoma floridiana. Unter günstigen Bedingungen können auch die typisch marinen Formen Bulla striata und Protothaca pectorina hinzukommen.

5.6. Wasserpflanzen

Am Ufer der in die Lagune einmündenden Flüsse bilden sich unmittelbar an den Mangrovewurzeln einzelne Schwimmpflanzengebiete, die während der Regenzeit mit steigendem Süßwasserstand in die Lagune verdriftet werden. Diese so entstehenden kleinen Inseln werden hauptsächlich von Eichornia crassipes gebildet. Ihre Wurzeln dienen den typisch limnischen Lebensgemeinschaften als Habitat. Hier finden die Garnele Macrobrachium acanthurus und der herbivore Krebs Trichodactylus quinqueidentatus, dessen Nahrung die Blätter der Eichornia crassipes bilden, ihren geeigneten Lebensraum.

Auch die ebenfalls herbivoren Schnecken Ampullarius porphyrostomus und Pyrgophorus parvulus finden hier Nahrung und Schutz vor den sie verfolgenden Wasservögeln.

6. Verteilung der Invertebratenfauna

Der Litoralbereich vieler tropischer mariner Gebiete ist in seinen Lebensgemeinschaften durch Arten- und Individuenreichtum charakterisiert. Die vorherrschenden ökologischen Bedingungen sind verhältnismäßig konstant und ausreichende Nahrung steht zur Verfügung. Hingegen unterliegen die ästuarinen Ökosysteme einem ständigen Wechsel in ihren ökologischen Faktoren, denen sich die hier lebenden Arten anpassen müssen. Diese Gebiete sind daher nur von wenigen Arten, die normalerweise starke Populationen entwickeln, bewohnt. Die zeitliche und räumliche Verteilung und das Vorkommen der Fauna wird von den wechselnden Bedingungen und der ökologischen Potenz der einzelnen Arten gegenüber den betreffenden Faktoren bestimmt.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Schwankungen der Salinität, die Strömungsverhältnisse, der Trübstoffgehalt und die Beschaffenheit des Substrates die entscheidenden Faktoren für das Vorkommen und die Verbreitung der Fauna in den ästuarinen Gebieten bilden.

Die Verteilung der Invertebratenfauna in den ästuarinen Lagunen und das Vorkommen und die die Verbreitung bestimmenden Faktoren wurden in den tropischen Mangrovelagunen nur wenig erforscht. In den letzten Jahren wurden hauptsächlich die ästuarinen Ökosysteme im Golf von Mexiko intensiver untersucht. Es liegen u.a. Arbeiten von REDEKE (1932), GUNTER (1950, 1955, 1961) THORSON (1955), PARKER (1959), HOESE (1960), WELLS (1961), SANDERS et al (1965) und TENORE (1972) vor. In diesen Arbeiten wurden Salinität und Substratstruktur als wichtigste ökologische Faktoren für die Verteilung der Fauna in den Brackwassergebieten im Bereich des Golfes von Mexiko erkannt. Dagegen liegen gleichartige Untersuchungen der entsprechenden Ökosysteme Südamerikas kaum vor.

In welcher Weise diese ständig wechselnden Faktoren die Lebensvorgänge in der Cienaga bestimmen ist bisher nicht umfassend untersucht worden. Lediglich VON COSEL (1978)

erarbeitete die Verteilung der Mollusken während der Periode September 1970 bis August 1972 unter Berücksichtigung der Bodenstruktur und den Salinitätsschwankungen. Die Verbreitung der übrigen Invertebratenfauna wurde bisher noch nicht untersucht.

Während der quantitativen und qualitativen Untersuchungen in etwa 2 Jahren wurden in der Cienaga insgesamt 97 Invertebratenarten gefunden. Die meisten Arten kommen in Gebieten mit Hartsubstrat vor. Etwa 90 % der in der Cienaga vertretenen Invertebratenarten sind in der Mangrovelagune als Bewohner der Mangrovewurzelgemeinschaften oder als Begleitfauna von Crassostrea rhizophorae in den Austernbänken anzutreffen. So steht die Verteilung der Cienaga-Fauna in enger Beziehung zur jeweiligen Bodenbeschaffenheit. Die meisten Invertebratenarten wurden unabhängig von der Jahreszeit im Nord- und Zentralbereich gefunden; hingegen ist der Südostteil nur von sehr wenigen Arten besiedelt.

Die Zusammensetzung der Invertebratengemeinschaften an den Mangrovewurzeln und auf den Austernbänken ist sich in vieler Hinsicht ähnlich, weil diese die einzigen geeigneten Hartsubstrate für die Ansiedlung der sessilen Fauna darstellen. Nur wenige Arten leben ausschließlich an den Mangrovewurzeln wie die Krebse Aratus pisonii und Goniopsis cruentata, sowie die Muscheln Martesia striata und Bankia fimbriatula.

Wie aus der Abb. 40 ersichtlich ist, besteht der größte Teil des Grundes der Cienaga aus Schlamm mit einer Schillbeimischung. Dieser Bodentyp wird fast ausschließlich von dem Polychät Neanthes succinea und dem Bivalvier Polymesoda arctata bewohnt.

In den Abb. 41(1) bis 41(24) ist die Verteilung der Invertebratenfauna während zweier verschiedener Arbeitsperioden dargestellt, wobei 2 verschiedene Greifertypen verwendet wurden. Im folgenden Kapitel soll die Verbreitung des Benthos in

der Lagune besonders im Verhältnis zur Bodenstruktur erläutert werden. Die Abb. 41(1)A bis 41(2)A zeigen die Verteilung der Coelenterata in der Cienaga. Calyptospadix cerula, der ästuartypische Hydroidpolyp, war fast permanent in der Lagune anzutreffen, besonders zahlreich im Nordbereich am Ufer der Isla de Salamanca (Stationen 1 - 6), hingegen nur selten in der Zentral- und Südcienaga. C. cerula bevorzugt die Mangrovewurzeln in der Gezeitenzone. Jedoch war seine Verteilung in diesem Biotop auf den Nordteil beschränkt, vereinzelt wurde diese Art auch auf den Austernbänken im Nord- und Zentralbereich angetroffen. Im Ganzen gesehen wurde C. cerula sehr zahlreich von Ende Mai 1978 bis Ende Januar 1979 und September 1980 bis Januar 1981 angetroffen, weniger häufig dagegen von Anfang Februar bis Juli 1981.

Während C. cerula eine breite Verteilung in der Lagune aufwies und besonders starke Populationen an den Mangrovewurzeln entwickelte, treten die Hydroidpolypen Obelia dichotoma, Obelia tottoni und Perigonimus repens, wobei die letztgenannte Art als Epibiont auf Obelia dichotoma lebt, im Mündungsbereich der Cienaga ins Meer auf. Im Zentralbereich sind diese Tiere nur vereinzelt zu finden. Als Siedlungsgebiet bevorzugten sie deutlich die Austernbänke. Die drei Hydroidpolypen traten nach den vorliegenden Untersuchungen jeweils in den Zeiträumen von Februar bis Mai 1978, Februar 1979 und von Februar bis April 1981 auf.

Nach WEDLER (1973) waren in der Cienaga im Jahre 1970 vier Hydroidpolypen anzutreffen. Unter ihnen wurden Obelia dichotoma und Obelia tottoni nur im Nordbereich gefunden. Sie drangen in die Lagune bei Salinitäten oberhalb von 20 ‰ ein. Weitere zwei dort während dieser Untersuchungen beobachteten Arten, Calyptospadix cerula und Cordylophora caspia, können als Brackwasserformen bezeichnet werden. C. caspia kam nur im Kanal von Los Cocos vor. Während der vorliegenden Untersuchungen wurde diese Art nicht angetroffen. Eine Erklärung hierfür ergibt sich, wenn man die fast immer

über 10 ‰ liegende Salinität während dieser Untersuchungszeit betrachtet. Diese Art bevorzugt dagegen Salinitäten unter diesem Wert. In einem Salinitätsbereich von 0 - 10 ‰ wurden stets voll entwickelte Tiere beobachtet (WEDLER, 1973).

Die Aktinie Aiptasia tagetes wurde während der gesamten Untersuchungszeit angetroffen. Sie verteilt sich im ganzen Gebiet und entwickelt besonders starke Populationen im Nordbereich an Mangrovewurzeln in der Gezeitenzone und in der Nord- und Zentralcienaga auf den Austernbänken. Diese Art besiedelt dort während der Trockenzeit die auf den Austernbänken wachsende Alge Grateloupia filicina. An den Mangrovewurzeln im Südbereich konnte sie nicht gefunden werden.

Die Präsenz der - nach VON COSEL (1978) vielfach einzigen in der Cienaga beobachteten - Aktinie Diadumene leucolena konnte im Laufe der Untersuchungen nicht bestätigt werden. Die Ursache hierfür liegt wahrscheinlich in der falschen Determinierung dieser Art. Mit großer Sicherheit ist anzunehmen, daß die als Diadumene leucolena bezeichnete Aktinie Aiptasia tagetes ist.

Die Verbreitung und Ökologie der in der Cienaga lebenden Polychäten war bisher unbekannt. Während der vorliegenden Untersuchungen konnten zehn Polychätenarten gefunden werden. Ihre Verteilung ist auf den Abb. 41(2)B bis 41(4)E wiedergegeben. Hierbei wird deutlich, daß nur die mobile Art Neanthes succinea in dem ganzen Gebiet der Cienaga und auf fast allen Substrattypen anzutreffen ist, allerdings am häufigsten im Nordbereich. N. succinea ist ein typischer Brackwasserbewohner und wurde während der ganzen Untersuchungsperiode in leeren Molluskengehäusen, im Schlamm, an Austernbänken und Mangrovewurzeln gefunden.

Die Verteilung der parasitären Form Polydora websteri steht in sehr engem Zusammenhang zu den Ansiedlungsgebieten der Muschel Crassostrea rhizophorae. Weitaus weniger wird die

Muschel Polymesoda arctata als Wirtstier aufgesucht. In der Cienaga bewohnt P. websteri ohne Ausnahme alle Schalen der C. rhizophorae und zwar nicht nur die der ausgewachsenen Tiere, sondern auch die der juvenilen Formen. P. websteri bevorzugt die am Boden lebenden Austern. An Mangrovewurzeln sitzende Crassostrea rhizophorae wiesen weniger Befall auf. Neanthes succinea und Polydora websteri sind die einzigen Polychäten, die permanent in der Lagune vorkommen.

Die sessile Form Hydroides sp. trat nur während kurzer Zeit und an allen Hartsubstraten auf, aber überwiegend auf Austernschalen in der Nordcienaga und am Ufer der Isla de Salamanca. Im Zentral- und Südbereich erschien sie im März 1978, als die Salinität ihren höchsten Stand erreichte. Die ebenfalls sessile Art Loimia medusa fand sich selten und meist nur am Ufer der Isla de Salamanca bis zur Untersuchungsstation 5 im Zeitraum Februar bis April 1978 und auch im März 1981 auf Austernbänken und Schlammboden. L. medusa kam während der Hochtrockenzeit im März 1978 an Untersuchungsstelle 12 in der Zentralcienaga vor. Die Verteilung von Branchiomma nigromaculata war auf den engeren Mündungsbereich bis zur Untersuchungsstation 3 begrenzt. Dieser Polychät wurde auf den Austernbänken, dem Schillsubstrat und an Mangrovewurzeln in den Trockenperioden von Januar bis Mai 1978 und im März 1981 angetroffen, auch im Zentralbereich der Cienaga. In der ungewöhnlich starken Trockenperiode von März bis April 1978, als die Salinitätswerte der Cienaga über denen des Meeres lagen, drangen in die Lagune, allerdings nur in das engere Mündungsgebiet, weitere Polychätenarten, nämlich Lepidonotus variabilis, Sabella melanostigma, Sabella microphthalma und Sabellaria floridensis, ein und besiedelten Austernbänke und in geringem Maße auch Mangrovewurzeln. Ihre Verteilung wird hauptsächlich durch die Salinitätswerte begrenzt.

Der größte Anteil der in der Cienaga gefundenen Polychätenarten wurde in den Lebensgemeinschaften der Mangrovewurzeln und Austernbänke der ästuarinen Gebiete in Florida und im Golf

von Mexiko registriert. So wurden von TABB und MANNING (1961), BACON (1970), ABELE (1972) und ODUM und HEALD (1972) an Mangrovewurzeln Branchiomma nigromaculata, Sabella microphthalma und Neanthes succinea und von WELLS (1961) an Austernriffen Lepidonotus variabilis, Loimia medusa, Neanthes succinea, Polydora websteri, Sabella melanostigma und Sabella microphthalma angetroffen. Dagegen sind entsprechende Befunde aus südamerikanischen Lagunen noch nicht bekannt.

Im Laufe der vorliegenden Untersuchungen wurden 40 lebende Molluskenarten festgestellt, der größte Anteil hiervon im Mündungsbereich der Lagune. Unter ihnen bilden die sessilen Arten mit ihren zahlreichen Individuen die wichtigste Gruppe.

Bei der Beschreibung der Molluskenverteilung werden die eigenen Befunde mit denen von VON COSEL (1978) aus dem Zeitraum September 1970 bis August 1972 verglichen. Sie werden auf den beigefügten Abb. 41(16)B bis 41(24)A dargestellt. Nur 15 Molluskenarten sind durch ihre großen Populationen von ökologischer Bedeutung.

Im engeren Mündungsbereich und am Ufer der Isla de Salamanca wurden die meisten Gastropodenarten gefunden. Als brackwassertypischer Gastropode zeigt die Schnecke Neritina virginea die breiteste Verteilung. Sie wurde permanent angetroffen, besonders häufig im Nordteil am Ufer der Isla de Salamanca auf den Austernbänken und im Schill- und Schlammboden, aber auch an Mangrovewurzeln und der auf Austernbänken wachsenden Alge Grateloupia filicina. Auf den Austernriffen im Süd- und Zentralbereich ist sie nur vereinzelt zu finden. Weitere Schnecken in der Lagune sind die auf Mangrovewurzeln typische Art Littorina angulifera und die sessile Art Crepidula plana. L. angulifera ist fast ausschließlich an Mangrovewurzeln und Stämmen oberhalb der Hochwasserzone und nur vereinzelt an Felsschüttungen in der Mündung anzutreffen. Ihre Verteilung beschränkt sich streng auf das Ufer der Isla de Salamanca und die der Islas de Boqueron, an anderen Plätzen mit gleichartigem Substrat konnte sie nicht gefunden werden. Auch Crepidula

plana kam beständig am Ufer der Isla de Salamanca bis zur Untersuchungsstation 5 und der Islas de Boqueron auf den Austernbänken und etwas weniger an Mangrovewurzeln vor. Diese Art setzt sich an den Ausgängen der Gehäuse von den Schnecken Melongena melongena und Thais haemastoma floridiana fest, die gleichzeitig von den Einsiedlerkrebsen Clibanarius vittatus und C. cubensis bewohnt sind. So stimmt naturgemäß die Verbreitung von C. plana mit der von den Einsiedlerkrebsen überein.

Die limnischen Schnecken Ampullarius porphyrostomus, Marisa cornuarietis und Pyrgophorus parvulus haben ihren Lebensraum auf der Wasserpflanze Eichornia crassipes im Ost- und Südbereich an den Mündungen und weiter hinauf an den Flüssen Sevilla, Aracataca und Fundacion, allerdings nur in begrenzten Zeiträumen, so A. porphyrostomus nur vereinzelt im Nov./Dez. 1978, Okt./Dez. 1980 und Mai/Juli 1981.

M. cornuarietis wurde an E. crassipes, allerdings nur im Mündungsbereich der in die Cienaga fließenden Flüsse und ausschließlich in der Periode Mai/Juli 1981 registriert, ebenso nur einige Exemplare von Pyrgophorus parvulus an der Mündung des Rio Fundacion an E. crassipes im Juni 1978. P. parvulus kam nach VON COSEL (1978) in einer etwa 10 km breiten Zone entlang des Ostufers auf Schlamm Boden vor. Im Laufe der vorliegenden Untersuchungen haben sich das Verteilungsgebiet und die Anzahl der Individuen der letztgenannten drei limnischen Arten stark reduziert.

Die größten in der Cienaga vorkommenden Gastropoden sind Thais haemastoma floridiana, Thais trinitatis und Melongena melongena. Thais haemastoma floridiana wurde nur im Nordbereich am Ufer der Isla de Salamanca bis zur Untersuchungsstation 4 im Zeitraum von Januar bis Juli 1978 und Februar bis April 1981 angetroffen; häufig auf Steinschüttungen, Austernriffen und an den Mangrovewurzeln auf den Islas de Boqueron, gelegentlich oberhalb der Hochwasserzone. T. trinitatis bewohnt den gleichen Lebensraum wie T. haemastoma floridiana und zeigt eine ähnliche Verteilung in

der Lagune. Während diese Art nur an Untersuchungsstelle 2 (Boqueron) im Juli 1978 beobachtet wurde, war T. trinitatis häufig in der Periode Oktober 1980 bis Juni 1981 dort anzutreffen. Melongena melongena kam 1978 das ganze Jahr über im Mündungsbereich der Isla de Salamanca vor. In der Trockenzeit drang diese Art weiter in die Cienaga bis zur Untersuchungsstelle 17 ein. Dabei besiedelte die Schnecke die Austernbänke, Mangrovewurzeln, anderes Hartsubstrat und nur vereinzelt den Schlamm Boden. Nassarius vibex verteilte sich nur im engeren Mündungsgebiet der Lagune in der Periode von März bis September 1978 und wurde bei späteren Untersuchungen nicht mehr gefunden. N. vibex fand sich auf schlammigem Boden, Austernbänken und während der Trockenzeit an der Alge Grateloupia filicina. Eine weitere Schnecke, Melampus coffeus bildete zahlreiche Populationen auf Schlamm und Laub am Ufer neben den Mangroven entlang der Isla de Salamanca bis zur Untersuchungsstation 24 (Santa Rosa) und auf den Islas de Boqueron in der Gezeitenzone und auch oberhalb der Hochwasserzone. Melampus coffeus kam in den ersten Untersuchungsperioden von März bis Mai 1978 sehr häufig vor, dagegen konnte diese Art später nur verstreut registriert werden.

Die anderen in der Lagune vorkommenden Gastropoden wurden, wie aus den beigefügten Abbildungen ersichtlich ist, nur im engeren Mündungsbereich der Cienaga ins Meer beobachtet. Sie sind normalerweise mit kleinen Individuenzahlen und nur während einer kurzen Periode anzutreffen. Ihr konkreter Lebensraum ist in der Abb. 47 wiedergegeben.

Unter den Mollusken zeigen die Bivalvier die größte Individuendichte und Anzahl. Crassostrea rhizophorae, Mytilopsis sallei und Brachidontes exustus sind nach ihrer Individuenzahl am wichtigsten. Die beiden ersteren zeigen die breiteste Verteilung und wurden permanent in der Cienaga angetroffen. C. rhizophorae bildet am Boden auf Hartsubstrat Bänke mit großer Individuendichte. Diese Art bevorzugt deutlich die Austernbänke, ist aber auch an Mangrovewurzeln anzutreffen. Die Verteilung der an Mangrovewurzeln lebenden Auster ist

auf den Mündungsbereich der Cienaga, den Islas de Boqueron und der Isla de Salamanca am Cienagaufser bis zur Untersuchungsstation 6 beschränkt. Die am Boden gebildeten Austernbänke erstrecken sich bis zur Zentral- und Südcienaga und dienen als Lebensraum für zahlreiche andere Invertebraten, die eine charakteristische Lebensgemeinschaft entwickeln als Begleitfauna. Diese Begleitfauna ist in ihrer Verteilung weitgehend auf die Ansiedlungen von Crassostrea rhizophorae angewiesen. Mytilopsis sallei wurde im ganzen Gebiet sehr häufig auf Austernbänken und anderen Hartsubstraten sowie in der Gezeitenzone an Mangrovewurzeln gefunden. Die Verteilung dieser Art stimmt ungefähr mit der von Crassostrea rhizophorae überein. Brachidontes exustus kam im Mündungsbereich, aber auch im März 1978 während der größten Trockenzeit in der Zentralcienaga bis zur Untersuchungsstation 21 vor, hingegen 1981 von Februar bis April nur im engeren Mündungsgebiet der Cienaga ins Meer. Diese Art besiedelt die Austernschalen, andere Hartsubstrattypen und nur hin und wieder Mangrovewurzeln.

Die nach VON COSEL (1978) als Leitart im Schlamm Boden beobachtete Muschel Polymesoda arctata wurde von Januar bis März 1978 im gesamten Untersuchungsgebiet angetroffen. Diese Art besiedelte neben Schlamm Boden auch Schill und vereinzelt Austernbänke. Im weiteren Verlauf der vorliegenden Untersuchungen konnten keine lebenden Exemplare mehr registriert werden. Auch die in der Periode 1970 bis 1972 sehr zahlreich anzutreffende Muschel Tagelus plebeius kam nur im November 1978 sehr vereinzelt im Schlamm Boden des Mündungsbereiches vor.

Die Bohrmuscheln Martesia striata und Bankia fimbriatula wurden nur im Mündungsbereich am Ufer der Isla de Salamanca und auf den Boqueron-Inseln gefunden. Beide Arten bohren ausschließlich im Holz der Mangrovewurzeln. B. fimbriatula war oft in den Mangrovewurzeln an Untersuchungsstelle 2 während der Zeit von Februar bis August 1978 vorhanden. Martesia striata kam von Februar bis Oktober 1978 und wieder von Februar bis März 1981 vor.

Weitere Muscheln wie Anadara ovalis und Chione cancellata wurden nur im Mündungsbereich auf Schlammsandboden und Austernbänken, allerdings während einer längeren Periode von Januar bis September 1978, angetroffen. Die Verteilung weiterer Bivalvier, die in der Cienaga nur kurzfristig kleinere Populationen entwickeln, ist auf den Abb. 68 b bis 71 a demonstriert.

Bisher liegen aus der Cienaga keine ökologischen und systematischen Untersuchungen der Crustaceenfauna vor. Im Laufe der Untersuchungen konnten in der gesamten Lagune 47 Crustaceenarten gefunden werden (Abb. 41(4)C bis 41(16)A).

Unter den Cirripediern wurde als einzige Art Balanus amphitrite niveus angetroffen. Diese euryhaline Art entwickelt große Populationen und ist über das ganze Haff verteilt. Sie besiedelt permanent die Mangrovwurzeln, andere Hartsubstrate in der Gezeitenzone und Austernschalen der Riffe.

Der Isopode Sphaeroma sp. tritt im Mündungsgebiet ausgeprägt an den Untersuchungsstellen 2 und 24 auf und wurde in der Zeit von Februar bis Oktober 1978 und dann wieder von Februar bis April 1981 ausschließlich in den Mangrovwurzeln beobachtet. Diese Art lebt in der Gezeitenzone in den von ihr gebohrten etwa 2 cm tiefen Wurzelgängen.

Die Garnelen Penaeus aztecus subtilis, P. schmitti und P. duorarum waren im ganzen Untersuchungsgebiet als Larven in subadulten Stadien anzutreffen. Sie dringen in die Cienaga ein, um sich dort vom postlarvalen bis zum präadulten Stadium zu entwickeln. Sie kommen an allen Substrattypen und an der Alge Grateloupia filicina vor. Die postlarvalen Stadien wurden am häufigsten im Oktober und November und die juvenilen im Februar und März beobachtet. Während die Penaeus-Arten ständig und zahlreich in der Lagune zu finden sind, trat Xiphopenaeus kroyeri nur vereinzelt am Schlamm Boden im Mündungsbereich in der Zeit von Februar bis März 1978 auf. In späteren Untersuchungen 1980/1981 konnte diese Garnele nicht registriert werden.

Alpheus heterochaelis ist die in der Cienaga am häufigsten vorkommende Garnele. Diese typisch euryhaline Art kam in den Austernbänken und verstreut an Mangrovewurzeln vor. Während sich A. heterochaelis ständig und im ganzen Untersuchungsgebiet verteilt, trifft man Synalpheus fritzmuelleri, Sicyonia dorsalis, Brachycarpus biunguiculatus, Palaemon northropi, Hippolyte curacaoensis und Lysmata wurdemanni nur selten auf den Austernbänken im Mündungsbereich und nur während der kurzen Perioden mit hoher Salinität an.

Die limnische Garnele Macrobrachium acanthurus wurde an der Mündung der Flüsse Fundacion und Sevilla auf Eichornia crassipes regelmäßig beobachtet. Im Januar 1978 wurden auf den Austernbänken im Nordbereich nur juvenile Formen von M. acanthurus gefunden. Vereinzelte juvenile Formen von Panulirus argus kamen im Zeitraum von Februar bis September 1978 und Februar bis April 1981 auf den Austernbänken und an den Mangrovewurzeln im engeren Mündungsbereich an den Untersuchungsstationen 2 und 24 vor.

Unter den Anomuren wurden die Porcellanidae Petrolisthes armatus und Pisidia brasiliensis und die Paguriden Clibanarius vittatus, C. cubensis und Dardanus fucosus angetroffen. Während P. armatus und der Einsiedlerkrebs C. vittatus sich im Nord- und Zentralbereich fast beständig auf den Austernbänken und etwas häufig an den Mangrovewurzeln ansiedeln, kamen die weiteren Anomurenarten nur im engeren Mündungsgebiet der Cienaga ins Meer vor. Die Einsiedlerkrebse C. vittatus und C. cubensis siedelten permanent auf den Steinschüttungen der Westseite in oder oberhalb der Gezeitenzone. D. fucosus und P. brasiliensis fanden sich dagegen nur vereinzelt im Zeitraum März bis Juni 1978 auf den Austernbänken.

Die Schwimmkrebse Callinectes sapidus, C. bocourti und C. danae zeichnen sich durch große Beweglichkeit aus und sind permanent im gesamten Untersuchungsgebiet anzutreffen, hingegen ließ sich ein anderer Schwimmkrebs Arenaeus cribrarius nur vereinzelt und ausschließlich im Mündungsbereich im März 1978 finden. C. bocourti bildet die zahlreichsten Populationen in der Lagune und ist mit den beiden anderen Callinectes-Arten auf Austernbänken, auf sauerstoffarmen Schlammböden sowie auch an Mangrovewurzeln zu beobachten. Während die männlichen Tiere dieser Arten in den Bereichen niedriger Salinitäten und in den Flüssen ständig leben, wandern die Weibchen während der Fortpflanzungsperiode vom Süden der Cienaga in die höheren Salinitäten des Nordbereichs, um dort ihre Larven freizulassen. Später wandern sie wieder in den Südbereich zurück.

Die am häufigsten in der Cienaga vorkommende Art unter den Brachyuren ist der Krebs Eurypanopeus dissimilis aus der Familie Xanthidae. Diese Art verbreitet sich über das ganze Untersuchungsgebiet und läßt sich in der Gezeitenzone an Mangrovewurzeln, auf Austernbänken und auch vereinzelt auf schlammigem Boden antreffen. Etwa die gleichen Biotope wie E. dissimilis bewohnt auch Glyptoplax sp. Diese Art kam regelmäßig, aber weniger häufig als E. dissimilis im ganzen Haff vor. Die Xanthiden sind außerdem durch die Raubkrebse Panopeus americanus, P. herbstii und Menippe nodifrons vertreten. Alle diese Arten wurden im engeren Mündungsbereich auf Austernbänken und schlammigen Boden beobachtet, während der Trockenzeit im März 1978 P. herbstii jedoch vereinzelt in der Zentralcienaga.

Die artenreichste Gruppe der Brachyuren, die semiterrestrische Arten aus der Familie der Grapsidae, bewohnen durchweg Mangrovewurzeln in und oberhalb der Gezeitenzone. Die Krebse Aratus pisonii und Goniopsis cruentata siedeln hier und verteilen sich der Nordcienaga am Ufer der Isla de Salamanca. Während A. pisonii nur am Ufer der Isla de Salamanca bis zur Untersuchungsstation 7 und sehr häufig an den Islas de Boqueron auftritt, verbreite

sich G. cruentata weiter nach Süden bis etwa zum Cano Grande. Pachygrapsus gracilis zeigt eine breite Verteilung in der Lagune und war sehr häufig in der Gezeitenzone zu finden. Hingegen ist die Verteilung von P. transversus auf den Mündungsbereich begrenzt. Diese Art ist nur auf Steinschüttungen am Westufer und an Mangrovewurzeln vereinzelt anzutreffen. Weitere Grapsidenarten wie Sesarma angustipes und Grapsus grapsus kommen ausschließlich im Mündungsbereich vor, S. angustipes im Laub- und Sandboden, G. grapsus auf den Steinschüttungen in der Supralitoralzone. Als einziger Süßwasserkrebs besiedelt Trichodactylus quinqueidentatus die Süßwasserpflanze Eichornia crassipes an der Mündung der Flüsse Fundacion, Sevilla und Aracataca. Während der Regenzeit werden diese Pflanzen in Form von kleinen Inseln in die Zentral- und Nordcienaga verdriftet und der Krebs erreicht auf diese Weise Gebiet hoher Salinitäten.

Die Gattung Uca ist ständig durch zwei Arten in der Lagune vertreten: Uca vocator und Uca rapax. Diese beiden Arten besiedeln das gleiche Biotop, den Weichboden im Supralitoral. Während der Siedlungsraum von U. rapax nur auf den Nord- und Westteil des Hafens entlang der Isla de Salamanca und dabei auf Rhizophora mangle und das Gras Batis maritima begrenzt ist, verbreitet sich U. vocator im ganzen Untersuchungsgebiet, besonders stark im Mündungsgebiet der Flüsse Fundacion und Sevilla. Außer der Gattung Uca wurde auch der Krebs Ucides cordatus aus der Familie Ocypodidae angetroffen. Er besiedelt am Ufer der Isla de Salamanca sandigen und trocknen Boden im Supralitoral.

Aus der Familie Gecarcinidae wurden die terrestrischen Krebse Gecarcinus lateralis und Cardisoma guanhumi gefunden, beide Arten vereinzelt nur am Rande der Mangroven im Sandboden. Der Krebs Mitrax pilosus steht in seiner Verteilung in enger Beziehung zur Meduse Stomolophus meleagris, mit der er während der Trockenzeit in die Cienaga aus dem Meer verdriftet wird. M. pilosus wird nach dem Absterben der Medusen auf schlammigen Boden angetroffen.

In der Lagune konnten nur zwei Bryozoenarten registriert werden. Die euryhaline Form Conopeum seurati ist in der ganzen Lagune unabhängig von den Jahreszeiten zu beobachten, sofern Hartsubstrat vorhanden ist. Sie bewohnt als einziger Epibiont die Mangrovwurzeln im Süd- und Ostbereich. Im Gegensatz dazu kommt die marine Art Pasythea tulipifera ausschließlich im unmittelbaren Mündungsbereich zum karibischen Meer als Besiedler der Alge Polysiphonia subtilissima vor.

7. Einfluß der Salinität auf die Präsenz und Verteilung des Invertebratenbenthos in der Cienaga

Unter allen Charakteristiken, die ein Ästuargebiet kennzeichnen, sind die Salinitätsschwankungen der die Verteilung der Fauna am meisten beeinflussende Faktor. Schwankungen der Salinität im inneren und äußeren Medium verursachen einen Wechsel in der Respirationsrate und somit der Produktion bei Invertebraten (PEARSE, 1950). Die meisten bisherigen Arbeiten untersuchten den Einfluß der Salinität auf die Verteilung nur der Tiere, die wirtschaftlich am bedeutensten sind. Dazu liegen u.a. folgende Arbeiten vor: GUNTER (1950, 1955), FILICE (1954), HOPKINS (1956 a), PARKER (1956, 1959) und HOESE (1960).

Nach DAY (1951, 1964) ist die Invertebratenfauna der ästuarinen Bereiche hinsichtlich ihrer Anpassungsfähigkeit an die Salinität des Mediums in fünf Kategorien einzuordnen.

A) Oligohaline Organismen (auch limnische Formen genannt): Sie leben normalerweise nur in Flüssen und können Salinitäten bis zu etwa 1 ‰ tolerieren, einige wenige Arten unter ihnen überleben Salinitäten bis zu 5 ‰.

B) Ästuarine Organismen: Sie sind euryhalin und nur in Brackwassergebieten anzutreffen. Sie bilden bei niedriger Salinität stärkere Populationen und zeigen normalerweise marine Affinität, zudem besitzen sie aber eine breite ökologische Anpassungsfähigkeit.

C) Euryhaline marine Organismen: Sie dringen aus dem Meer in die Ästuargebiete ein und können Salinitäten bis zu 15 ‰ tolerieren. Zu dieser Gruppe gehören die meisten Invertebratenformen.

D) Stenohaline marine Organismen: Sie leben im Meer und im engeren Mündungsbereich des Ästuargebietes und können Salinitäten unter 25 ‰ nicht mehr überleben.

E) Wanderformen: Sie wandern in oder durch die ästuarinen Gebiete aus den Flüssen oder dem Meer. Diese Wanderungen sind stets mit der Fortpflanzung oder einem bestimmten Entwicklungsstadium verbunden. Sie können einen breiten Salinitätsbereich tolerieren.

F) Semiterrestrische und terrestrische Formen: Sie bleiben oberhalb der Gezeitenzone; aber während sich die semiterrestrischen Formen zum Teil überfluten lassen, werden die terrestrischen Formen nicht mehr periodisch dem Gezeitenrhythmus entsprechend passiv überflutet, sondern verbringen nahezu ihr gesamtes Leben außerhalb des Wassers.

Andere Klassifizierungen der ästuarinen Organismen wurden von BOUSFIELD (1955 b), HEDGPETH (1957 b), KINNE (1963 a, 1964) vorgeschlagen.

Der Salinitätsbereich der jeweils vorkommenden Hydroidpolypen wird auf der Abb. 42 dargestellt. Dort wird deutlich, daß von den in der Cienaga lebenden Hydroidpolypenarten nur Calyptospadix cerula euryhalin ist. Diese im Brackwasser lebende Art kam in einem Salinitätsbereich von 2 bis 34,1 ‰ vor. Außerhalb dieses Bereiches konnte C. cerula gar nicht oder nur vereinzelt in der Menontenphase beobachtet werden. Am häufigsten wurde diese Art bei Salinitäten zwischen 6,5 und 27 ‰ angetroffen. Weitere Hydroidpolypen wie Obelia tottoni und Obelia dichotoma gelten als euryhalin-marin waren in einem Bereich von 18 bis 40 ‰ zu finden, allerdings häufiger bei über 30 ‰. Der als epibiont an O. dichotoma lebende Hydroidpolyp Perigonimus repens ist eine stenohaline marine Art und wurde in einem Bereich von 27 bis 37 ‰ registriert.

Die Anthozoenart Aiptasia tagetes ist eine der wenigen in der Cienaga permanent vorkommenden Invertebraten, da sie eine große Salinitätstoleranz von 0,1 bis 40 ‰ besitzt. Allerdings wurde die größte Anzahl sehr gut entwickelter Tiere bei Werten zwischen 20 und 30 ‰ beobachtet (Abb. 42).

Stomolophus meleagris und Catostylus mosaicus sind die einzigen Scyphozoenarten der Cienaga. Diese beiden Medusen werden während der Trockenzeit massenhaft mit der aus dem Meer kommenden Strömung in die Cienaga verdriftet. S. meleagris wurde jedoch in einem breiteren Salinitätsbereich (von 19,8 bis 39 ‰) als C. mosaicus (mit Werten über 23,8 ‰) gefunden. Beide Arten können als euryhalin-marin bezeichnet werden.

Zusammenfassend ist zu sagen, daß unter den Coelenteraten nur zwei euryhaline Arten in der Cienaga beobachtet werden konnten. Die anderen Arten sind typische Bewohner der karibischen See und dringen in die Lagune nur während der Perioden mit hohen Salinitäten ein.

Der Salinitätsbereich der Polychäten in den ästuarinen Mangrove-lagunen ist bisher noch nicht eingehend untersucht worden. Der Salinitätsbereich der in der Cienaga angetroffenen Polychäten wird auf der Abb. 42 wiedergegeben. Als einzige euryhaline Arten kamen in der Lagune der vagile Polychät Neanthes succinea und die sessile Art Polydora websteri vor. Sie wurden in einem Salinitätsbereich von 3,4 bis 36,3 ‰ gefunden, N. succinea jedoch häufiger bei Werten von 13 ‰ und darunter. Die größten Exemplare mit 12 mm Länge waren bei 8,6 ‰ anzutreffen. P. websteri ist ständig und zahlreich bei Salinitäten bis 32 ‰ zu beobachten; höhere Werte kann sie nur eine kurze Zeit überleben.

Die sessile Art Branchiomma nigromaculata findet sich in der Lagune bei Salinitäten über 10 ‰, jedoch größere Populationen erst bei Werten über 20 ‰. Sie soll deshalb als euryhalin-marine Form bezeichnet werden. Weitere hier anzutreffende euryhalin-marine Polychäten sind die sessilen Arten Hydroides sp. und Sabella microphthalma. Hydroides sp. dringt in die Cienaga ab 14,1 ‰ in Massen ein und kann Salinitäten bis etwa 40 ‰ tolerieren; S. microphthalma toleriert ebenfalls Werte in dieser Höhe, kommt aber erst ab 19 ‰ vor.

Weitere hier gefundene Polychäten treten bei Salinitäten über 20 ‰ auf. Sie dringen also in die Cienaga nur während der Trockenzeit ein und bilden kleine Populationen. Diese Arten sind als stenohalin-marin anzusehen. Ihre Präsenz hier erfolgt nur während sehr kurzer Perioden und zeigt eine deutliche Abhängigkeit von den in der Lagune herrschenden Salinitätsverhältnissen. Zusammenfassend läßt sich sagen: unter den Polychäten sind in der Lagune nur zwei euryhaline Arten zu verzeichnen. Diese Arten erfahren in ihrer Populationsdichte saisonale Schwankungen. Sie entwickeln größere Populationen bei niedriger Salinität. Drei Arten sind euryhalin-marin und kamen nur während kurzer Perioden, aber dann massenhaft vor. Für ihre Präsenz kann die geringe Salinitätstoleranz der Larven als limitierender Faktor angesehen werden. Ihre Festsetzung erfolgt nur bei hohen Werten. Die Adulten können dann bei mittleren Werten weiterwachsen. Sinkt die Salinität, sterben sie ab. Das Eindringen dieser Art in die Lagune ist von der jahreszeitlichen Entwicklung der Salinität abhängig. Die Präsenz der fünf als stenohalin-marin bezeichneten Polychätenarten zeigt keine voraussehbare Entwicklung. Sie wandern in die Lagune aus der Karibik nur bei für sie sehr günstigen Salinitätsverhältnissen.

Der Salinitätsbereich der wichtigsten in der Cienaga anzutreffenden Mollusken ist auf Abb. 44 dargestellt. Unter den im Brackwasser lebenden Invertebraten bilden die Mollusken eine der am intensivsten untersuchten Gruppen. Im folgenden Abschnitt sollen die Salinitätsbereiche der wichtigsten vorkommenden Molluskenarten wiedergegeben werden. Fast alle diese Arten sind durch eine hohe Populationsdichte gekennzeichnet.

Die Schnecken Neritina virginea und Melampus coffeus sowie die Muscheln Mytilopsis sallei und Crassostrea rhizophorae sind in der gesamten Untersuchungszeit ständig in großen Populationen angetroffen worden, und zwar in einem Salinitätsbereich von 3,4 bis etwa 40 ‰. Allerdings bevorzugten

M. sallei und N. virginea niedrige Salinitäten und entwickelten dann ihre größten Populationen. Nach KAUFAMNN und HEVERT (1973) verursachen die in den Regenzeiten extremen rhythmischen Hochwasser katastrophale Überschwemmungen im Magdalenadelta und dadurch das zyklische Absterben der kommerziell wichtigen Muschel Crassostrea rhizophorae. Die Ursache für das Absterben dieser Art ist nicht nur in der Entsalzung der Lagune zu sehen, da C. rhizophorae kurze Perioden im Süßwasser überleben kann. Auch die von den Süßwassermassen in die Cienaga eingebrachten Sedimentfrachten schädigen die Austernkolonien erheblich. Hiervon sind besonders die Austernbänke im Süd- und Zentralbereich betroffen. M. sallei kann im Seewasser nur wenige Wochen überleben, im Süßwasser dagegen mehrere Monate.

Bei den in der Cienaga herrschenden Salinitätsverhältnissen bestimmt die Bodenstruktur weitgehend die Verteilung der Muschel C. rhizophorae und M. sallei in der Lagune, da diese Arten unbedingt ein Hartsubstrat für ihre Festsetzung benötigen. Neritina virginea ist dagegen fähig, auch im Schlammboden zu siedeln und deshalb unabhängig von der Bodenstruktur.

Die Muschel Polymesoda arctata ist auf Brackwassergebiete angewiesen und bewohnt die Mangrovelagunen des nördlichen Südamerikas. Diese Art wurde in den Untersuchungsperioden Dezember 1977 bis Februar 1978 sehr häufig gefunden. Nach einer extremen Trockenzeit von Februar bis April 1978, als die Salinität bis auf 40 ‰ im ganzen Gebiet anstieg, starb die gesamte Population von P. arctata ab. Im Laufe späterer Untersuchungen konnte kein lebendes Tier mehr gefunden werden. P. arctata kann eine Salinität bis 32 ‰ tolerieren. Obwohl die Salinität im Zeitraum 1980-1981 deutlich darunter lag, war keine Wiederbesiedlung von dieser Muschel festzustellen.

Die Muschel Brachidontes exustus bildet in der Lagune große Populationen bei Salinitäten über 15 ‰. Bei niedrigeren Werten ist diese Art nur vereinzelt zu finden. Allgemein

lebt diese Muschel in einem Bereich von 9,8 bis etwa 40 ‰. Während in der Trockenzeit 1978 B. exustus im ganzen Haff große Populationen entwickelte, war sie in der Periode von Oktober 1980 bis Juli 1981 nur vereinzelt im engeren Mündungsbereich der Cienaga anzutreffen. Die überwiegend im schlammigen Boden lebende Muschel Chione subrostrata wurde nur unregelmäßig und verstreut in einem Salinitätsbereich von 13,8 bis etwa 40 ‰ beobachtet. VON COSEL (1978) fand diese Art regelmäßig bei über 15 ‰ liegenden Salinitäten, ebenfalls die Muschel Tagelus plebeius. In der vorliegenden Untersuchung wurde diese Muschel ganz vereinzelt bei Salinitäten über 9,2 ‰ beobachtet. Ihre Verbreitung in der Lagune ist wie bei den meisten euryhalin-marinen Mollusken auf den Mündungsbereich begrenzt. Neben diesen Arten sollen hier als weitere euryhalin-marine Muscheln folgende Arten genannt werden: Anadara brasiliana, Martesia striata, Bankia fimbriatula und Anomalocardia brasiliana.

In der Regel entwickeln die euryhalin-marinen Arten nur kleine Populationen. Nur einige unter ihnen können in Massen in die Cienaga eindringen, sterben aber ab, sobald die Salinität unter 15 ‰ sinkt. So kam z. B. die Muschel Anomalocardia brasiliana im Mai 1981 sehr zahlreich am Ufer der Isla de Salamanca vor. Als aber die Salinität einen Monat später unter 10 ‰ lag, konnten nur tote Tiere gefunden werden.

Folgende als euryhalin-marin bezeichnete Schnecken sind in der Lagune von Bedeutung: Littorina angulifera, Crepidula plana, Thais trinitatensis, Thais haemastoma floridiana und Melongena melongena. Der typische Bewohner der Mangrove-wurzeln an der karibischen Küste, Littorina angulifera, wurde in der Cienaga häufig bei Salinitäten über 9 ‰ angetroffen. Diese Art lebt allerdings oberhalb der Gezeitenzone und ist dadurch offenbar unabhängig von den Salinitätsschwankungen. Die nur auf Molluskenschalen anzutreffende Schnecke Crepidula plana besitzt eine große Salinitätstoleranz. Diese sessile Art kam in einem Bereich von 9,6 bis etwa

40 ‰ vor, bildete aber ihre größten Populationen bei 25 bis 37 ‰. Auch Thais trinitatis konnte in niedrigen Salinitäten bis 9,6 beobachtet werden; über 14 ‰ ist diese Art jedoch weit häufiger zu finden. Nur juvenile Formen der Schnecke Melongena melongena wurden bei Salinitäten um 7,2 ‰ und diese auch nur vereinzelt angetroffen. Diese Art bevorzugt deutlich Salinitäten von 17 bis 40 ‰.

Insgesamt konnten 27 Molluskenarten im euryhalin-marinen Bereich angetroffen werden. Es sind 65 % aller in der Lagune vorkommenden Mollusken. Unter diese Kategorie wurden alle Arten eingeordnet, die in einem Salinitätsbereich von 15 bis 40 ‰ registriert werden konnten. Die Toleranzen innerhalb dieser Gruppe sind jedoch unterschiedlich.

Auch konnten vereinzelte Tiere noch bei Werten unter 15 ‰ überleben. Sie dringen in die Cienaga mit der periodischen Trockenzeit ein und wandern unter dem wachsenden Einfluß des Süßwassers in der Regenzeit wieder ins Meer oder gehen ein. Sie zeigen im Gegensatz zu den euryhalinen Formen normalerweise geringere Populationsdichten.

Weitere in der Cienaga vorkommende Mollusken sind die als stenohalin-marin bezeichneten Formen. Hierunter können folgende Arten genannt werden: Die Muscheln Anadara brasiliana, Tivela mactroides, Petricola pholadiformis gracilis, Sphenia antillensis, Corbula caribaea und Pholas campechiensis sowie die Schnecken Anachis obesa und Haminoea succinea. Diese Arten dringen nur vereinzelt in die Lagune ein und bilden dort kleine Populationen. Ihre Präsenz in der Lagune ist abhängig von einem hohen Salzgehalt, deshalb ist auch ihre Verteilung auf den engeren Mündungsbereich der Cienaga begrenzt, der am längsten und stärksten dem Meerwassereinfluß unterliegt. In der Zentral- und Südcienaga kamen diese Arten sogar während der ungewöhnlich großen Trockenperiode 1978 nicht vor. Alle diese Arten wurden nur im Jahre 1978 beobachtet, im weiteren Verlauf der Untersuchungen konnten keine lebenden Tiere angetroffen werden.

Das Vorkommen und die Verteilung der Schnecken Ampullarius prophyrostomus, Marisa cornuarietis und Pyrgophorus parvulus sind in der Lagune auf Gebiete, die längere Zeit unter Süßwassereinfluß liegen, beschränkt. Sie wurden ausschließlich bei Salinitäten unter 5 ‰ gefunden und sind als limnisch anzusehen. VON COSEL (1978) beobachtete P. parvulus in der Cienaga bei Salinitäten bis etwa 25 ‰. Diese Feststellung konnte während der vorliegenden Untersuchungen nicht bestätigt werden, da nur vereinzelt lebende Tiere neben vielen abgestorbenen bei Salinitäten niedriger als 5 ‰ angetroffen wurden. Auch andere während der Periode 1970/72 beschriebenen limnischen Mollusken konnten nicht mehr registriert werden.

Im allgemeinen läßt sich sagen, daß der Anteil der limnischen Mollusken in der Lagune sehr gering ist.

Die Crustaceen sind die artenreichste Gruppe unter den in der Lagune lebenden Invertebraten. Ihr Salinitätsbereich ist auf der Abb. 45 dargestellt. Die euryhaline Form Balanus amphitrite niveus ist typisch für die Mangrovelagunen im karibischen Bereich und der einzige Vertreter der Cirripedier in der Lagune: Hier lebt B. amphitrite niveus in einem Salinitätsbereich von 6 bis 40 ‰; betont soll dabei werden, daß diese Art weit häufiger bei Salinitäten über 10 ‰ zu finden ist. Es wurde festgestellt, daß B. amphitrite niveus von den Austernräubern der Gattung Callinectes vertilgt wurde. Dies gilt vor allem für die auf den Austernbänken lebenden Tiere.

Unter den Isopoden kam nur die in Mangrovewurzeln bohrende Art Sphaeroma sp. in einem Salinitätsbereich von 6 bis ca. 40 ‰ vor, häufiger während der Trockenzeit und zusammen mit den auch an Mangrovewurzeln bohrenden Muscheln Bankia fimbriatula und Martesia striata.

Die Garnelen sind am stärksten durch die postlarvalen und juvenilen Stadien der Gattung Penaeus vertreten sowie

auch durch die Art Alpheus heterochaelis. Die Arten der Gattung Penaeus zeigen eine ausgeprägte Verteilung in den ästuarinen Lagunen des karibischen Bereiches und des Golfes von Mexiko. Sie werden in diesen Gebieten intensiv gefischt und sind deshalb von ökonomischer Bedeutung. Ihre postlarvalen und juvenilen Stadien verbringen diese Tiere in Gebieten mit normalerweise niedrigen Salinitäten. P. duorarum ist in der Cienaga die am häufigsten vorkommende Art. Die postlarvalen und juvenilen Stadien konnten in der Cienaga ständig beobachtet werden. Während aber die postlarvalen Formen besonders häufig in der Regenzeit Oktober/November zu finden waren, wurden die präadulten sehr zahlreich in der Trockenzeit im Februar/März angetroffen. Alle Arten der Gattung Penaeus, P. schmitti allerdings nur verstreut, wurden in einem Salinitätsbereich von 3 bis etwa 40 ‰ gefunden. Unter Umständen können sie sogar hyperhaline Bedingungen tolerieren. Die euryhaline Form Alpheus heterochaelis lebt in einem Bereich von 3 bis etwa 40 ‰, bevorzugt aber offensichtlich Salinitäten zwischen 15 und 30 ‰. Insgesamt sind in der Lagune vier euryhaline Garnelen anzutreffen.

Andere Garnelen wie Xiphopenaeus kroyeri, Sicyonia dorsalis und Synalpheus fritzmuelleri dringen in die Lagune während der Trockenzeit sporadisch bei Salinitäten über 18 ‰ ein, bleiben aber im Mündungsbereich. Diese Arten können als euryhalin-marine Formen angesehen werden.

Die Garnelen Palaemon northropi, Lysmata wurdemanni und Brachycarpus biunguiculatus fanden sich nur während der Trockenzeit bei Salinitäten über 30 ‰ und ausschließlich im Mündungsbereich. Sie entwickeln mit Ausnahme von B. biunguiculatus und P. northropi nur kleine Populationen während kurzer Zeiträume. Sie werden als oligohalin-marine bezeichnet.

Macrobrachium acanthurus verbreitet sich in den Süßwassergebieten der karibischen Küste. Die kommerziell bedeutende Garnele verbringt bestimmte Stadien in Gewässern mit hohen

Salinitäten. Hier wandern die weiblichen Tiere zur Eiablage ein. Die postlarvalen Stadien wandern wieder in die Süßwassergebiete. In der Cienaga wurde M. acanthurus in einem Salinitätsbereich von 3 bis 23 ‰ gefunden, überwiegend im Süden und Osten und während der Regenzeit auch vereinzelt im Mündungsbereich.

Panulirus argus stellt unter den Decapoden Macrura eine der wichtigsten kommerziellen Arten dar. Die Juvenilen dringen in die Lagune bei Salinitäten über 14 ‰ ein. Sie suchen Schutz im Lückensystem der Austernbänke und in den Mangrovewurzeln und finden dort gleichzeitig ausreichende Nahrung. Sinkt die Salinität unter 14 ‰, wandern diese Tiere aus dem Mündungsbereich wieder ins Meer.

Petrolisthes armatus, der typischste Anomura in den Austerngemeinschaften der Mangrovelagunen, wurde in der Cienaga in einem Salinitätsbereich von 6 bis 40 ‰ registriert. Diese Art entwickelt ihre größten Populationen in einem Bereich von 20 bis 37 ‰. Während P. armatus als euryhaline Form anzusehen ist, dringt Pisidia brasiliensis nur während der Trockenzeit bei Werten über 18 ‰ in die Lagune ein. Diese euryhalin-marine Form wurde nur während der ersten Untersuchungsperiode 1978 beobachtet. Der Einsiedlerkrebs Clibanarius vittatus, ebenfalls ein Anomura, toleriert einen sehr weiten Salinitätsbereich von 6 bis 38 ‰. Der Krebs bildet seine stärksten Populationen in Salinitäten über 13 ‰. Ein weiterer Einsiedlerkrebs, Clibanarius cubensis, lebt ausschließlich in einem Salinitätsbereich über 16 ‰ wie auch Dardanus fucosus, der während der Trockenzeit in einem Bereich von 30 bis etwa 40 ‰ vereinzelt zu finden ist.

Die kommerziell wichtigen Arten aus der Familie Portunidae, Callinectes sapidus, C. bocourti und C. danae, sind euryhalin, zeigen jedoch unterschiedliche Salinitätstoleranzen. Sie verteilen sich in den ästuarinen Ökosystemen des Golfes von Mexiko und der Karibik. C. sapidus wurde in der Cienaga in einem Bereich von 0 bis 40 ‰ angetroffen, jedoch unter 8 ‰ nur mit kleinen Populationen. Die männlichen Tiere

dieser euryhalinen Art, die auch hyperhaline Gewässer toleriert, leben in Bereichen mit niedrigeren Salinitäten als die Weibchen. Die weiblichen Tiere suchen, um ihre Eier ablegen zu können, Gebiete mit hohen Salinitäten. In der Nordcienaga wurden deshalb vorwiegend weibliche Tiere beobachtet. Nach der Fortpflanzungsperiode wandern sie wieder in Gebiete mit niedriger Salinität, in denen auch die männlichen Tiere normalerweise leben. Der am häufigsten anzutreffende Schwimmkrebs war C. bocourti, dessen Weibchen wie die von C. sapidus ausgeprägter im Mündungsbereich zu beobachten waren; dagegen bleiben die männlichen Tiere im Südbereich. C. danae besitzt ebenfalls eine große Salinitätstoleranz von 6,8 bis etwa 40 ‰, lebt aber vorwiegend in den höheren Salinitäten des Nordbereiches. Arenaeus cribrarius, ebenfalls aus der Familie Portunidae, fand sich vereinzelt im Mündungsbereich bei Werten über 30 ‰ und soll daher als stenohalin-marin bezeichnet werden.

Die Krebse Eurypanopeus dissimilis und Glyptoplax sp. treten in der Lagune in einem Bereich von 2 bis etwa 40 ‰ auf, bilden aber ihre stärksten Populationen bei Salinitäten unter 20 ‰. Diese Arten gehören der Familie Xanthidae an wie auch die Bivalvien-Räuber Panopeus herbstii, Menippe nodifrons und P. americanus. Diese Arten sind bei Salinitäten über 15 ‰ zu beobachten, aber auch sporadisch bei niedrigeren Werten. So z. B. kam P. herbstii bei Salinitäten zwischen 9,6 und etwa 40 ‰ vor, jedoch bei Werten unter 15 ‰ nur als juvenile Formen. M. nodifrons findet sich in der Lagune in einem Bereich von 9,7 bis etwa 40 ‰. Diese Art entwickelt aber weitaus stärkere Populationen bei Werten über 20 ‰.

Grapsus grapsus, Pachygrapsus gracilis, P. transversus und Goniopsis cruentata aus der Familie Grapsidae und die Uca-Arten Uca rapax und Uca vocator sowie der Gecarcinidae Ucides cordatus sind als semiterrestrische Formen zu betrachten, da diese Arten passiv bei Flut unter Wasser bleiben.

Während P. gracilis nicht nur in den Salzwassergebieten, sondern auch in Bereichen mit Süß- und Brackwasser vorkommt, ist Goniopsis cruentata in einem Bereich über 10 ‰ zu finden. Dagegen treten G. grapsus und P. transversus in der Mündung bei hohen Salinitäten auf. Die Arten der Gattung Uca sind in der Cienaga bei Werten zwischen 0,3 bis 40 ‰ anzutreffen, jedoch kommt U. rapax häufiger in Bereichen mit hohen Salinitäten vor. U. vocator entwickelt dagegen die größeren Populationen in Gebieten mit stärkerem Süßwassereinfluß. Allerdings scheint die Salinität keine entscheidende Rolle bei der Verteilung der Gattung Uca in der Cienaga zu spielen.

Die terrestrischen Brachyuren Cardisoma guanhumi, Gecarcinus lateralis und Ucides cordatus tolerieren sowohl Meerwasser als auch Süßwasser. Während der großen Regenzeit wird auch der süßwassertypische Krebs Trichodactylus quinqueidentatus aus den Flüssen in die Cienaga verdriftet, da die von dieser Art besiedelte Schwimmpflanze Eichornia crassipes von den Süßwassermassen mitgerissen wird. T. quinqueidentatus wurde in der Lagune bei Salinitäten bis 17 ‰ beobachtet.

Die anderen auf der Tab. 1 dargestellten Brachyuren dringen in die Lagune nur während der Trockenzeit ein. Sie bilden nur im Mündungsbereich kleine Populationen.

Unter den in der Cienaga vorkommenden Bryozoenarten ist Conopeum seurati euryhalin. Diese Art wurde in einem Salinitätsbereich von 3 bis 40 ‰ angetroffen, allerdings häufiger zwischen 9 und 30 ‰. Pasythea tulipifera ist marin und dringt in die Lagune bei Salinitäten über 28 ‰ ein. Sie wurden vereinzelt zusammen mit C. seurati im engeren Mündungsbereich beobachtet.

8. Quantitative Untersuchungen

8.1. Abundanz

Die Abundanzdynamik der wichtigsten vorkommenden Makroinvertebraten in der Cienaga wurde im Zeitraum Februar bis Juli 1981 untersucht. Es wurden vier Untersuchungsstellen eingerichtet. Die Untersuchungsstationen 1, 3 und 4 wiesen als Substrat Austernbänke auf, die Station 2 eine Schlamm-Muschel-Mischung. Die Salinität schwankte an Untersuchungsstelle 1 von 1,8 bis 31,4 ‰, an Station 2 von 1,3 bis 24,3 ‰, an Station 3 von 1,2 bis 22,7 ‰ und an Station 4 von 2,3 bis 27,5 ‰.

Im folgenden Kapitel soll die Abundanzdynamik der individuenreichsten Arten erläutert werden. Arten, die nur durch sehr wenige Exemplare in der Lagune vertreten sind, werden nur auf der Tab. 2 demonstriert.

Die Populationsdynamik der Aktinie Aiptasia tagetes ist auf Abb. 46 dargestellt. Die höchsten Abundanzwerte wurden an allen Untersuchungsstellen in den Monaten Juni/Juli in der Regenzeit ermittelt. Dagegen waren die niedrigsten Werte im Februar/März während der Trockenzeit zu verzeichnen. Die niedrigsten Abundanzwerte von A. tagetes lagen an den Untersuchungsstellen 1 mit 24 Individuen/qm im März und 3 mit 0 Individuen/qm im Februar. Ab April nahm an allen Untersuchungsstellen die Besiedlungsdichte kontinuierlich zu. Dabei wiesen die Untersuchungsstellen 3 mit 360 Individuen/qm im Juni, 4 mit 290 Individuen/qm im Juli und 2 mit 283 Individuen/qm im Juli die höchsten Abundanzwerte auf. Aiptasia tagetes entwickelt die größten Populationen deutlich bei niedrigen Salinitäten. Deshalb scheinen Gebiete mit niedrigen Salinitäten in der Cienaga die günstigsten Lebensbedingungen zu bieten.

Die Abb. 47 zeigt die Entwicklung der Besiedlungsdichte der Polychätenart Neanthes succinea. In der Trockenzeit zwischen Februar und Mai siedelte diese Art nur geringfügig an allen Stationen. Dabei wiesen die Untersuchungsstellen 4 mit 0 Individuen/qm im April und 3 mit 2 Individuen/qm im Mai

die niedrigste Populationsdichte auf. Im Juni nahm die Abundanz an allen Untersuchungsstationen ständig bei gleichzeitig fallender Salinität zu. Die größte Populationsdichte wurde an der Untersuchungsstelle 4 mit 36 Individuen/qm in Juli ermittelt. N. succinea zeigte unter den in der Cienaga am häufigsten vorkommenden Makroinvertebraten die geringsten Populationschwankungen. Das Vorkommen dieses Polychäten in der Cienaga ist daher nur wenig von den abiotischen Faktoren und der Substratstruktur anhängig. Die Steigerung der Populationsdichte kann nicht nur auf die niedrigste Salinität, sondern auch auf die Abwesenheit der normalerweise aus dem Meer eindringenden Räuber zurückgeführt werden.

Die Abundanzdynamik der Muschel Mytilopsis sallei an den vier Untersuchungsstationen ist auf Abb. 48 wiedergegeben. An allen Untersuchungsstellen wurden die niedrigsten Abundanzwerte während der Trockenzeit im Februar ermittelt. Dabei wiesen die Untersuchungsstellen 1 mit 140 und 4 mit 200 Individuen/qm die niedrigsten Werte auf. Ab März erfuhren die Besiedlungswerte an allen Stationen einen kontinuierlichen Anstieg bis zum Juli. Während die Populationsdichte an den Untersuchungsstellen 2 und 3 rasch und beträchtlich anstieg, variierten die Werte an der Untersuchungsstation 4 nur wenig und blieben an Station 1 praktisch konstant. Die höchsten Abundanzwerte wurden an der Untersuchungsstelle 3 mit 12.540 Individuen/qm ermittelt. Es folgten mit abnehmenden Werten die Station 2 und deutlich niedrigeren Werten 4 und 1. Die geringe Besiedlungsdichte an Untersuchungsstation 1 und auch an der Station 4 beruht mit großer Wahrscheinlichkeit auf der in der Nordcienaga herrschenden hohen Salinität.

Als einziger bedeutender Gastropode in der Untersuchungsperiode Februar bis Juni 1981 wurde die Schnecke Neritina virginea in der Cienaga angetroffen. Die Abb. 49 zeigt die Entwicklung der Populationsdichte dieser Schnecke an den vier Untersuchungsstellen. Diese Art siedelte am stärksten an der Untersuchungsstelle 1 mit 50 Individuen/qm in der Regenzeit Juni/Juli, dagegen mied sie die Untersuchungsstation 2 ganz und an

Untersuchungsstelle 3 entwickelte sie während der gesamten Untersuchungszeit nur kleine Populationen. Die niedrigsten Abundanzwerte von Neritina virginea wurden während der Trockenzeit ermittelt.

Die Abb. 49 zeigt die Populationsdichte von Balanus amphitrite niveus an allen Untersuchungsstellen. Die Art entwickelte die größte Populationsdichte im Mündungsbereich während der Trockenzeit im Februar. Dabei wies die Untersuchungsstelle 1 mit 56 Individuen/qm die höchsten Werte auf. Im Gegensatz dazu siedelte B. amphitrite niveus mit 38 Individuen/qm an Untersuchungsstation 4 während der Regenzeit im Juli am stärksten. Die niedrigsten Abundanzwerte wurden an der Untersuchungsstation 2 mit 7 Individuen/qm im März und 0 Individuen/qm im Mai ermittelt. Dagegen siedelte diese Art an der Station 3 mit 46 Individuen/qm im Mai am dichtesten. So zeigt also der Zeitpunkt der höchsten Populationsdichte an den verschiedenen Untersuchungsstationen keine einheitliche Tendenz. Allerdings waren die niedrigsten Besiedlungswerte an allen Untersuchungsstellen während der Trockenzeit im März/April zu verzeichnen. B. amphitrite niveus und Neritina virginea siedelten an der schlammigen Untersuchungsstation 2 im Vergleich zu den anderen Untersuchungsstellen sehr wenig. Die ungeeignete Bodenstruktur ist mit Sicherheit ein limitierender Faktor für die Ansiedlung dieser Arten.

Die Abundanzdynamik der Garnele Alpheus heterochaelis ist auf der Abb. 49 dargestellt. Die höchste Populationsdichte zeigte diese Art an allen Untersuchungsstellen mit Ausnahme der Station 2 während der Trockenzeit im Februar und März. Dabei wiesen die Untersuchungsstationen 1 mit 36 Individuen/qm und 4 mit 33 Individuen/qm die höchsten Werte auf. Danach nahm die Abundanz an allen Untersuchungsstellen bis zum Juli ab. So waren an den Stationen 3 und 4 im Zeitraum Juni/Juli keine Garnelen anzutreffen. Die Ursache des Fehlens von A. heterochaelis während der ganzen

Untersuchungsperiode an Station 2 liegt mit großer Wahrscheinlichkeit an dem aus einer Mischung aus Schlamm und Muschelschalen bestehenden ungeeignet weichen Substrattyp und den vorwiegend niedrigen Salinitäten. Die verhältnismäßig konstant niedrige Populationsdichte an Untersuchungsstelle 3 basiert wahrscheinlich auch auf den dort dominierenden niedrigen Salinitäten.

Die Entwicklung der Populationsdichte des Krebses Glyptoplax sp. ist auf der Abb. 50 wiedergegeben. Das Minimum der Abundanz liegt an allen Untersuchungsstellen mit Ausnahme der Station 3 in der Trockenzeit März/April. Dabei wies die Untersuchungsstation 2 mit 2 Individuen/qm die niedrigsten Werte im April auf. Während der Regenzeit in Juni/Juli siedelte der Krebs an allen Untersuchungsstellen am zahlreichsten. Die Untersuchungsstelle 1 zeigte dabei mit 92 Individuen/qm die höchsten Werte. Es folgten mit abnehmenden Werten die Stationen 4, 3 und 2. Die geringe Populationsdichte an der Untersuchungsstelle 2 läßt sich wiederum durch den ungeeigneten Substrattyp erklären.

Die Abb. 51 zeigt die Abundanzdynamik des Krebses Eurypanopeus dissimilis an allen Untersuchungsstellen. An allen Untersuchungsstellen wurden die niedrigsten Abundanzwerte am Anfang der Trockenzeit im Februar ermittelt. Die Untersuchungsstation 3 wies mit 24 Individuen/qm im Februar die niedrigsten Werte auf, die auch während der gesamten Untersuchungsperiode relativ konstant blieben. An allen Untersuchungsstationen nahm die Populationsdichte von E. dissimilis mit sinkender Salinität ständig zu. Die höchsten Abundanzwerte lagen an den Untersuchungsstationen 3, 2 und 1 während der Regenzeit im Juni/Juli. Die höchsten Werte waren an Untersuchungsstelle 3 mit 168 Individuen/qm zu verzeichnen.

8.2. Diversität

Durch die Berechnungen der Diversität an jeder Untersuchungsstelle werden die lokalen Änderungen in den ökologischen Faktoren deutlich. Für die Berechnung der Diversität wurde nur die Anzahl der Individuen berücksichtigt. Die Mollusken und Brachyuren erwiesen sich als die arten- und individuenreichsten Gruppen. Im Laufe der quantitativen Untersuchungen wurden 31 Arten gefunden. Die größten in der Cienaga vorkommenden Invertebraten wie die Krebse der Gattung Callinectes oder die sich sehr schnell fortbewegenden Garnelen der Gattung Penaeus konnten mit den angewandten Untersuchungsmethoden nicht hinreichend genau beobachtet werden. In der Tab. 3 wird die Dynamik des monatlichen Diversitätsindex aller Untersuchungsstellen von Februar bis Juli 1981 dargelegt.

Die Diversitätswerte variierten im Laufe der Untersuchungsperiode von 0,22 bis 3,38. Dabei wies die Untersuchungsstelle 1 die höchsten Werte auf. Die Untersuchungsstation 3 zeigte dagegen die niedrigste Diversität. Während die Diversität an Station 1 in der Trockenzeit von Februar/März bei steigender Salinität kontinuierlich zunahm und im Mai bei fallender Salinität rasch und stark sank, blieb die Diversität an der Station 3 mit den niedrigsten Werten während der ganzen Untersuchungszeit relativ konstant. Ebenso konstant blieben die vergleichsweise hohen Werte der Station 4. Die Diversitätswerte im Südost- und Südbereich der Cienaga (Untersuchungsstellen 2 und 3) mit niedriger Salinität waren im Vergleich zu den im Nord- und Westbereich gelegenen Untersuchungsstationen 1 und 4 mit hohen Salinitäten geringer. Der Vergleich zwischen Diversität und Entwicklung der Salinität ergibt einen engen Zusammenhang zwischen beiden Komponenten. Während die mittleren Salinitätswerte in der Untersuchungsperiode Februar bis Juli an Station 1 zwischen 31,4 und 1,8 variierten und die Diversitätswerte rasch sanken, blieben die Diversitätswerte an Station 4

fast konstant, obwohl die Salinität dort in der entsprechenden Periode zwischen 27,5 und 2,3 schwankte. Dieser Unterschied in der Diversitätsdynamik zwischen diesen beiden Untersuchungsstellen mit durchaus ähnlicher Substratstruktur läßt sich aus der unterschiedlichen Zusammensetzung der Fauna erklären. Während an Untersuchungsstation 1 in der Trockenzeit viele stenohalin-marine Formen siedeln, leben an Station 4 fast ausschließlich euryhaline Arten, die auch während der Regenzeit in der Cienaga überleben können. Den größten Anteil der anzutreffenden Makroinvertebraten stellen die euryhalin-marinen Formen dar. Dabei entwickeln die euryhalinen Arten die größten Populationen. Die Verminderung der Diversitätswerte an der Untersuchungsstation 2 ab März und die kontinuierlich niedrigen Werte an Station 3 werden hauptsächlich durch die massenhafte Festsetzung der Muschel Mytilopsis sallei verursacht. Dagegen wird die Entwicklung der Diversität an Untersuchungsstelle 4 nur wenig beeinflußt durch diese Muschel, da hier nur wenige Festsetzungen erfolgen. Die Krebse Eurypanopeus dissimilis und Glyptoplax sp. entwickeln an Station 4 kontinuierlich große Populationen.

Die Diversität der Polychäten, Decapoden und Mollusken wurde an allen vier ausgewählten Untersuchungsstationen einzeln ermittelt. Die Diversitätsdynamik der Polychäten wird in der Tab. 3 dargestellt. Das Maximum der Diversität lag an der Untersuchungsstelle 1 und 4 während der Trockenzeit. Die Werte stiegen von Februar bis April gleichmäßig. Dabei wiesen die Untersuchungsstationen 1 mit 1,61 und 4 mit 1,44 im April die höchsten Werte auf. Ab Mai, mit fallender Salinität verringerte sich die Diversität an allen Untersuchungsstellen. Während der Trockenzeit drangen aus dem Meer die stenohalin-marinen Polychäten in die Nordcienaga ein. Sie fanden dort eine geeignete Bodenstruktur. Dadurch stiegen während dieser Zeit die Diversitätswerte. An der Station 2 erreichte die Diversität einen Wert von 1 im Februar. In der übrigen Untersuchungsperiode und während der ganzen Untersuchungsperiode

an der Station 3 lag die Diversität der Polychäten bei 0. An den Untersuchungsstationen 1 und 4 ist eine direkte Beziehung zwischen Diversitätswerten und den Salinitätsschwankungen erkennbar. Im Gegensatz dazu zeigen die Untersuchungsstellen 2 und 3 in dieser Hinsicht keine Korrelierbarkeit. Obwohl sich die Salinitätswerte während der Trockenperiode im ganzen Gebiet ähnlich entwickeln, die Bodenstruktur an Untersuchungsstation 3 für die Besiedlung der Polychäten geeignet wäre und alle in der Cienaga lebenden Polychätenarten mit Ausnahme von Neanthes succinea als sessile Formen gelten, kommen diese Arten im Südbereich nur an Station 2 und ausschließlich im Februar vor. Durch die geringe Salinitätstoleranz der Larven wird die Verbreitung der Adulten vorwiegend auf den Mündungsbereich der Cienaga begrenzt.

Auf der Tab. 3 ist der Verlauf der Diversität der Mollusken an den verschiedenen Untersuchungsstationen dargestellt. Die höchsten Werte lagen an der Station 1 während der Trockenzeit im April mit 1,91. Im Juli sank die Diversität auf ein Minimum ab. An den Untersuchungsstellen 2, 3 und 4 blieben die Werte während der ganzen Untersuchungszeit niedrig. An Station 2 lagen diese Werte von März bis Juli sogar bei 0. Nur Mytilopsis sallei siedelte als einzige Molluskenart dort.

Die Tab. 3 zeigt die Entwicklung der Decapodendiversität an den vier Untersuchungsstellen. Die höchsten Werte lagen wie bei den Polychäten an Untersuchungsstation 1 mit 2,66 während der Trockenzeit im März. Die Diversität der Decapoden blieb hier während der ganzen Untersuchungsperiode relativ stabil. Obwohl auch in der Regenzeit bei den Decapoden eine Diversitätsabnahme erfolgte, war die Differenz der Diversitätswerte zwischen beiden Perioden nicht so gravierend wie bei den Polychäten. An Station 1 lagen die niedrigsten Werte mit 1,74 im Juli während der Regenzeit. In der Cienaga lag das Minimum der Diversität bei 0,28 für die Decapoden an der Untersuchungsstelle 2 im Juli während der Regenzeit. Die

Decapodendiversität nahm bei sinkender Salinität ab. Allerdings ist der Zusammenhang zwischen Diversität und Salinitätsentwicklung nicht so deutlich wie bei Polychäten und Mollusken. Die Diversität der Decapoden wird hauptsächlich durch die hier permanent anwesenden euryhalinen Arten bestimmt. Die nur während der Trockenzeit zu findenden stenohalin-marinen Formen bewirken nur eine leichte Zunahme der Diversität. An der Diversität der Decapoden ist die Abhängigkeit der Verbreitung der Fauna von der Substratstruktur deutlich. Die stets niedrigen Diversitätswerte an Station 2 lassen sich auf die ungeeignete Substratstruktur zurückführen. Die hohen Diversitätswerte an Station 3 mit einer aus Austernbänken gebildeten Substratstruktur bestätigen die wichtige Rolle der Substratstruktur für die Verteilung der Fauna.

8.3. Index für Ähnlichkeit

Der Index für Ähnlichkeit wurde für alle Untersuchungsstellen und für jeden Monat berechnet. Die Werte sind in der Abb. 52 wiedergegeben. Im allgemeinen zeigte sich eine hohe Übereinstimmung in der Zusammensetzung der Fauna. Eine Ausnahme bildete die Untersuchungsstelle 2. Die höchsten Werte wurden während der Regenzeit in den Monaten Juni/Juli ermittelt. Die Untersuchungsstationen 3 und 4 wiesen die höchste Übereinstimmung mit 1,0 im Juli auf, während die niedrigsten Werte mit 0,3 zwischen den Untersuchungsstellen 1 und 2 in der Trockenzeit im April ermittelt wurden. Eine Erklärung für die während der ganzen Untersuchungsperiode hohe Ähnlichkeit zwischen den Untersuchungsstellen 1 und 4 läßt sich in dem übereinstimmenden Substrat und den ähnlichen Schwankungen des Salzgehaltes finden. Obwohl die Station 3 stärkerem Süßwasserzufluß unterliegt, bleibt die Ähnlichkeit zwischen dieser Untersuchungsstelle und den Stationen 1 und 4 erhalten. An allen drei Stationen bilden Austernbänke die Substratstruktur. Alle an Untersuchungsstelle

lebenden Makroinvertebraten sind euryhalin. So bleibt die Zusammensetzung der Fauna im Jahresverlauf fast unverändert, da diese Arten in der Lage sind, die starken Salinitätschwankungen der Südcienaga zu tolerieren. Während der Trockenzeit verursachen die aus dem Meer in die Nordcienaga eindringenden stenohalin-marinen Formen die niedrigen Ähnlichkeitswerte.

8.4. Dominanzindex

Der Dominanzindex wird auf der Tab. 4 dargestellt. Dieser Index variierte im Laufe der Untersuchungsperiode zwischen 14 und 95. Die niedrigsten Werte waren an den in der Nordcienaga gelegenen Untersuchungsstellen 1 und 4 zu verzeichnen, dagegen lagen in der Südcienaga an Station 2 und 3 die höchsten Werte. Obwohl der niedrigste Dominanzindex in den Gebieten hoher Salinität und der höchste an den Stationen mit niedriger Salinität ermittelt wurde, wiesen die Werte an allen Untersuchungsstationen keinen Zusammenhang mit der jahreszeitlichen Entwicklung der Salinität auf. Der Dominanzindex bleibt an allen Untersuchungsstationen relativ konstant. Die hohen Werte in der Südcienaga basieren auf der massenhaften Festsetzung der Muschel Mytilopsis sallei. Die im Nordbereich anhaltend niedrigen Werte sind mit Sicherheit einerseits auf die während der Trockenzeit einwandernden stenohalin-marinen und euryhalin-marinen Formen und andererseits auf die niedrige Siedlungsdichte der Muschel M. sallei zurückzuführen.

9. Besiedlungsfolge

Die Besiedlungsfolge der häufigsten in der Cienaga vorkommenden festsitzenden Invertebraten wurde an Untersuchungsstation 24 von Oktober 1980 bis August 1981 beobachtet. Als Hauptfrage wurde der Einfluß der Salinität auf die Besiedlungsfolge gestellt. Der Salzgehalt variierte im Laufe der Untersuchungsperiode zwischen 1,3 und 33,6 ‰. Es wurden 11 sessile Invertebraten registriert.

Auf der Abb. 53 sind Besiedlungsfolge und -dauer der sessilen Invertebraten dargestellt. Die verwendeten Testplatten zeigten je nach vorherrschender Salinität eine charakteristische Invertebratenfauna. Außerdem wiesen die Platten auch je nach ihrem Expositionsgrad und Sedimentationsrate unterschiedliche Besiedlungsdichte und Zusammensetzung der Fauna auf. Der erste Ansiedler war hier unabhängig von Salinitätsbedingungen die Bryozoenart Conopeum seurati. Es folgten die Aktinie Aiptasia tagetes und Hydroidpolypen je nach der Salinität.

Bei der Kontrolle der Testplatten ergab sich eine beträchtlich stärkere Besiedlung der Unterseite. Die stärkere Sedimentationsrate an der Oberseite der Platten verhinderte mit Sicherheit die Ansiedlung vieler Invertebratenlarven. Außerdem verbanden sich auf der Oberseite der obersten Platten die je nach Jahreszeit wachsenden Algen mit dem sich ablagernden Sediment zu einer Schlammschicht, welche die Festsetzungsmöglichkeiten der Larven reduzierte. Die unteren Platten wurden infolge der geringen Lichteinwirkung und der verwendeten Plattenstruktur nicht von Algen bewachsen. Im allgemeinen zeigte sich im Laufe der Untersuchungen keine deutliche tiefenabhängige Zonierung der Fauna an den unteren fünf Testplatten. Die Tendenz ließ sich in der gesamten Cienaga verifizieren. Der abiotische Faktor Licht spielte offensichtlich für die Ansiedlung der Hydroidpolypen eine bedeutende Rolle. Während Calyptospadix cerula die oberste, lichtexponierte Seite der Platten besiedelte,

bevorzugt die Obelia-Arten die darunter im Schatten liegenden Platten. Allerdings scheint unter Berücksichtigung der durchschnittlichen Wassertiefe der Lagune von 1,5 m dieser Faktor für die Verteilung des größten Teiles der Fauna keine bedeutende Rolle zu spielen. Die Bevorzugung eines bestimmten Substrattypes durch das sessile Invertebratenbenthos konnte im Rahmen der durchgeführten Freilandarbeiten nicht festgestellt werden, da alle zur Verfügung stehenden Platten eine gleichartig glatte Fläche auswiesen. Auf Grund der eingeschränkten Siedlungsmöglichkeiten in der Lagune müssen die Larven der sessilen Invertebratenfauna eine Vielzahl unterschiedlicher verfügbarer Materialien intensiv nutzen.

Entscheidend für die Besiedlungssukzession an den Testplatten der Untersuchungsstelle 24 sind neben der Sedimentfracht die Strömungsverhältnisse und die damit zusammenhängenden Salinitätsschwankungen. Die Untersuchungsstation 24 unterliegt während der Trockenzeit der direkten Einwirkung der Meerwassermassen, die unmittelbar entlang der Isla de Salamanca einströmen. Die Platten dienten den aus dem Meer verdrifteten Larven als Besiedlungssubstrat. Dadurch konnten repräsentative Ergebnisse für die Siedlungsvorgänge der Larven am Westufer erreicht werden. Bei sinkender Salinität erfolgte an diesen Testplatten ein Wechsel in der Zusammensetzung der Fauna. Bei sehr niedriger Salinität entstand sogar eine neue Biozönose.

In Bezug auf die Besiedlungsdauer sind in der Cienaga unter der sessilen Fauna drei Gruppen zu unterscheiden. A) Euryhaline Formen, die kontinuierlich im Laufe der Untersuchungen auftreten oder zumindest überdauern können wie die Anthozoenart Aiptasia tagetes, die Muschel Crassostrea rhizophorae und die Bryozoenart Conopeum seurati. B) Euryhaline Formen, die erst bei Salinitäten unterhalb von 30 ‰ in der Lagune vorkommen wie der Hydroidpolyp Calyptospadix cerula und die Muschel Mytilopsis sallei. C) Euryhalin-marine Formen, die bei steigender und hoher Salinität regelmäßig in der

Lagune auftreten. Hierzu gehören die Hydroidpolypen Obelia tottoni, O. bicuspidata, die Polychätenart Sabella melano-
stigma und Hydroides sp. Ihre Fortpflanzung erfolgt ausschließlich bei Salinitäten über 30 ‰.

Die periodische Wiederbesiedlung durch die sessile Invertebratenfauna ist nicht nur von der Salinitätstoleranz der Larven abhängig, sondern auch von der Dauer der vorherrschenden, für sie günstigen Salinität. Von Bedeutung ist ferner das Auftreten der Fortpflanzungsperiode. Inwieweit jeder einzelne genannte ökologische Faktor auf die Wiederbesiedlung durch die sessile Fauna einwirkt, ist allerdings in diesem ständig in seinen Bedingungen wechselnden Ökosystem nur schwer zu überprüfen. Die Salinität scheint jedoch mit ihrer im Jahresverlauf beträchtlichen Variationsbreite ein entscheidender Faktor zu sein.

10. Reife- und Fortpflanzungsperiode

Der Einfluß der Temperatur auf die Fortpflanzungs- und Reifeperiode des marinen Invertebratenbenthos ist hinreichend bekannt. Sie unterliegt täglichen und jahreszeitlichen Schwankungen. Dagegen bleibt die Salinität hier im Tages- und Jahresverlauf fast konstant. Deshalb spielt dieser Faktor für die Reproduktion und die damit zusammenhängenden Wanderungsbewegungen der Invertebraten eine untergeordnete Rolle. In den ästuarinen Ökosystemen stellt dagegen die Salinität mit ihren starken Schwankungen im Tages- und Jahresverlauf den entscheidenden Faktor für die Fortpflanzung der Invertebratenfauna dar. Für viele Organismen der ästuarinen Gebiete ist der Salinitätsbereich, in dem die Reproduktion erfolgen muß, begrenzter, als für die meisten anderen biologischen Vorgänge.

Über die Fortpflanzungs- und Reifeperioden vieler in der Cienaga lebenden Invertebraten liegen bisher keine Informationen vor. Lediglich WEDLER (1973) untersuchte die Reifeperiode von Calyptospadix cerula im Jahre 1971. VON COSEL (1978) beschrieb mögliche Zusammenhänge zwischen der Entwicklung der Salinität und der Reproduktionsperioden einiger Mollusken. Nur wenige Invertebratenarten können sich in der Cienaga vermehren und die weitere Entwicklung vom juvenilen zum adulten Stadium erreichen.

Als Grundlage für die Registrierung der Fortpflanzungs- und Reifeperioden der Makroinvertebraten dienten die im Freiland während des Zeitraumes Januar 1978 bis Februar 1979 und September 1980 bis Juli 1981 durchgeführten Untersuchungen. Die Reifeperioden der in der Cienaga lebenden Hydroidpolypen sind aus der Abb. 54 ersichtlich. Während Obelia tottoni im März/April 1978 bei steigender Salinität von 34,7 bis 37,4 ‰ Gonophoren entwickelte, zeigte sie im Februar 1979 Gonophoren schon bei 30 ‰, aber im März 1981 wiederum erst bei Werten über 33,6 bis 35,2 ‰. Die Gonophorenbildung von Obelia tottoni scheint also nur

bei Salinitäten oberhalb von 30 ‰ möglich zu sein. Die Gonophorenbildung von O. dichotoma läuft ebenfalls bei über 30 ‰ Salzgehalt und etwa im gleichen Zeitraum wie die von O. tottoni ab. Die Gonophorenbildung von Perigonimus repens konnte nur im April 1981 bei Salinitäten von 32 ‰ und höher beobachtet werden. Calyptospadix cerula entwickelte Gonophoren von Juli bis September 1978 bei Werten zwischen 20,9 und 17,5 ‰, also bei absinkender Salinität und von Dezember 1980 bis Januar 1981, als die Salinität um 20 ‰ lag. Während C. cerula in der ersten Untersuchungsperiode bei sinkender Salinität Gonophoren bildete, trug sie während der zweiten Untersuchungsperiode bei steigender Salinität ihre Gonophoren. Obwohl die Reifeperioden zu unterschiedlichen Zeitpunkten erfolgten, wurden die Gonophoren in beiden Perioden bei einer Salinität von etwa 20 ‰ ausgebildet.

Die Reproduktionsperiode der Aktinie Aiptasia tagetes konnte nur durch die Beobachtung des Festsetzens der juvenilen Formen an Hartsubstraten ermittelt werden. Juvenile A. tagetes wurden während der gesamten Untersuchungszeit angetroffen. Das Festsetzen erfolgte vorwiegend bei Salinitäten unterhalb von 30 ‰. Die meisten Ansiedlungen von Juvenilen wurden im Juni 1978 bei mittleren Werten von 24,3 ‰ und in der Periode von Mai bis Juli 1981 bei fallender Salinität von 12,6 bis 3,5 ‰ beobachtet (Abb. 54). Die Hauptreproduktionsperiode von A. tagetes liegt eindeutig in den Zeiten niedriger Salinität.

Die Reifeperioden der wichtigsten in der Cienaga lebenden Mollusken wurden durch die unmittelbare Beobachtung der Eiablage von Schnecken und der Larvenansiedlung von Muscheln registriert. Auf Abb. 55 ist die Reifeperiode der Mollusken wiedergegeben. Die Schnecke Thais trinitatensis ist zu ihrer Eiablage auf Hartsubstrat wie Austernschalen oder Steine angewiesen. Während der Untersuchungen legte sie ihre Eier zu unterschiedlichen Zeitpunkten ab, im Jahre 1978 im Februar/März bei steigender Salinität von 32 bis 34 ‰, im August des gleichen Jahres bei Werten zwischen 22,5 und

26 ‰. Im November/Dezember 1980 wurden Eier in einem Salinitätsbereich von 16 bis 19,6 ‰, im Februar 1981 bei 27 ‰ und im Juni bei abfallender Salinität bis hin zu 14,3 ‰ gefunden. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Eiablage von T. trinitatensis in einem Salinitätsbereich von 14,3 bis 34,7 in der Cienaga erfolgt. Der Zeitpunkt der Eiablage ist also offensichtlich von der jahreszeitlichen Entwicklung der Salinität in der Lagune abhängig.

Ebenso wie T. trinitatensis legt T. haemastoma floridiana die Eier auf Hartsubstrat ab. Sie wurden während der gesamten Untersuchungsperiode in unregelmäßigen Abständen angetroffen. T. haemastoma floridiana legte die Eier im Februar und April 1978 bei steigendem Salzgehalt von 32 bis 37 ‰, im April 1981 bei 30,2 ‰ Salinität. Als Folge der ungewöhnlich hohen Salinität im Jahre 1978 konnten die Juvenilen bis zum adulten Stadium weiterwachsen, allerdings nur im engeren Mündungsbereich der Lagune.

Im Gegensatz zu Thais legt Melongena melongena die Eier am Weichboden und besonders Sandboden ab. Die von der Raubschnecke M. melongena abgelegten Eier wurden 1978 nur während der ersten langen Trockenperiode von Februar bis April in einem Salinitätsbereich von 32,5 bis etwa 37 ‰ und im März 1981 bei 34,8 Salzgehalt registriert. Juvenile Formen konnten aber später nicht gefunden werden. Für die Embryonalentwicklung der Eier von M. melongena ist eine Salinität oberhalb von 30 ‰ erforderlich. Bei einer Entwicklungsdauer von etwa zwei Monaten unter ständig wechselnden Salinitätsverhältnissen wie in der Cienaga ist eine vollständige Entwicklung unwahrscheinlich.

Juvenile Formen der Auster Crassostrea rhizophorae wurden in der ganzen Untersuchungsperiode registriert. Die Anzahl der Larvenansiedlungen variierte jedoch je nach Jahreszeit beträchtlich. Im Mai 1978 kam es bei fallender Salinität bis 26 ‰ zu massenhaften Ansiedlungen. Dagegen wurde ab September des gleichen Jahres und auch in der zweiten Untersuchungs-

periode von September 1980 bis Juni 1981 nur eine geringe Ansiedlungsrate registriert. Der optimale Salinitätsbereich für die Festsetzung der Larven liegt zwischen 20 und 30 ‰. Die niedrige Festsetzungsrate besonders während der zweiten Untersuchungsperiode ist auffällig, da die Salinität häufig innerhalb dieses Bereiches lag.

Sehr zahlreich traten die Juvenilen der Muschel Brachidontes exustus in der Trockenzeit von Februar bis April 1978 bei steigender Salinität von 33,4 bis 37 ‰, mit weit weniger Ansiedlungen im März 1981 bei fallender Salinität bis 30,6 ‰. Die Reproduktionsperiode dieser Muschel erfolgt nur bei Salinitäten oberhalb von 30 ‰. Diese Muschel besitzt ein großes Reproduktionspotential und entwickelt unter günstigen Bedingungen sehr starke Populationen in der Lagune, die aber bei niedriger Salinität vollständig absterben.

Auch das Larvenfestsetzen der Muschel Mytilopsis sallei erfolgte nicht zu übereinstimmenden Zeitpunkten in den einzelnen Untersuchungsjahren. Im Jahre 1978 setzten sich die Larven im August bis Dezember bei fallender Salinität von 14,9 bis 9,9 ‰ am zahlreichsten im Südbereich fest. Eine geringere Festsetzungsrate war schon vorher im Juni/Juli in einem Bereich von 24,3 bis 18,7 ‰ zu verzeichnen. Massenhafte Ansiedlungen dieser Muschel waren während der zweiten Untersuchungsperiode von November 1980 bis Februar 1981 bei steigender Salinität von 17,7 bis 26 ‰ zu beobachten. Im Mai/Juni 1981 setzten sich in weit geringerem Maße Muschellarven bei Salinitäten unterhalb von 15 ‰ fest. Andere Schnecken und Muscheln blieben nur während kürzerer Zeiträume in der Cienaga und wurden dann durch sich verschlechternde Salinitätsverhältnisse vertrieben oder starben ab. Daher konnte ihre Reproduktionsperiode nicht beobachtet werden.

Durch kontinuierliche Beobachtung der eiertragenden Weibchen wurde die Reifeperiode der Decapoden ermittelt. Unter den 49 in der Cienaga lebenden Crustaceen wurde die Reproduktionsperiode für 10 Arten verfolgt. Die Abb. 56 läßt die Reifeperioden der wichtigsten Decapoden erkennen.

Die weiblichen Formen der Garnele Alpheus heterochaelis wiesen ausschließlich im Jahre 1978 Eier auf. Diese Art zeigte 1978 drei Reproduktionsperioden, die erste im Zeitraum von Februar bis Juni bei sinkender Salinität von 37 bis 18,7 ‰, im August bei 22,9 ‰ und wieder im Oktober bei 16,3 ‰. Die Körperlänge der eiertragenden Tiere variierte zwischen 18 und 32 mm. Die Abb. 57 zeigt den Anteil der eiertragenden weiblichen Tiere im Verhältnis zur Salinität. Dieser Anteil ist bei hoher Salinität wie im März verhältnismäßig niedrig. Die Fortpflanzung dieser Garnele spielt sich in einem Salinitätsbereich von 11 bis etwa 37 ‰ ab.

Von dem Einsiedlerkrebs Clibanarius vittatus wurden wie bei der Garnele A. heterochaelis eiertragende weibliche Tiere ausschließlich im Jahre 1978 beobachtet. Diese Art zeigte zwei Reproduktionsperioden, die erste im Januar/Februar bei steigender Salinität von 27,8 bis 36,8 ‰ und im September/Oktober bei sinkender Salinität von 22,9 bis 15,1 ‰, jeweils ausgeprägter im Januar und September. Dies bedeutet, daß sich die Hauptreproduktionsperiode von C. vittatus bei mittleren Salinitäten zwischen etwa 20 und 30 ‰ abspielt. Dabei wurden die juvenilen Formen nur an Untersuchungsstation 1 angetroffen. Offensichtlich ist eine hohe Salinität für das optimale Wachstum der Juvenilen erforderlich.

Innerhalb der Crustaceen sind die Vertreter der Gattung Callinectes von großer Bedeutung für die menschliche Ernährung. Beobachtungen der Fortpflanzungsperiode der drei in der Cienaga lebenden Arten wurden nur im Jahre 1978

durchgeführt. C. sapidus wies Eier im Zeitraum von Januar bis August bei fallender Salinität zwischen 37 und 25,7 ‰ auf und zum zweiten Mal in November/Dezember bei einem mittleren Wert von 12 ‰. Im Dezember war allerdings der Anteil der eiertragenden weiblichen Tiere geringer. C. bocourti und C. danae trugen Eier in der Periode von Januar bis Juli bei einer mittleren Salinität zwischen 18,7 und 37 ‰.

Unter den Xanthidae wurden eiertragende weibliche Tiere von Eurypanopeus dissimilis, Panopeus herbstii, Glyptoplax sp. und Menippe nodifrons beobachtet. E. dissimilis trug das ganze Jahr über Eier mit Ausnahme der Monate September und Dezember 1978. Die Hauptreproduktionsperiode dieser Art lag in den Monaten Juni und Oktober. Die Salinität wies dabei ganz unterschiedliche Werte auf, so im Juni etwa 20 ‰ und im Oktober 14 ‰. Die Körperlänge der eiertragenden Tiere variierte zwischen 7,4 und 12 mm. Die Abb. 58 erläutert die Beziehung der Salinität zum Anteil der eiertragenden Weibchen von E. dissimilis. Es wird deutlich, daß der größte Anteil der weiblichen Tiere bei Salinitäten unterhalb von 20 ‰ bis etwa 7 ‰ Eier aufweist. Die eiertragenden Weibchen von Glyptoplax sp. waren in der Cienaga während des ganzen Jahres 1978 anzutreffen, jedoch am zahlreichsten wie bei E. dissimilis, im Oktober. Die Körperlänge der Weibchen betrug 5 bis 6 mm. Die Abb. 58 zeigt, daß der größte Prozentsatz der eiertragenden weiblichen Tiere in einem Salinitätsbereich von 7 bis 15 ‰ liegt. Unter den in der Cienaga vorkommenden Makroinvertebraten besitzen Glyptoplax sp. und E. dissimilis die größte Salinitätstoleranz und können sich auch in einem verhältnismäßig großen Salinitätsbereich vermehren. Dagegen wies P. herbstii 1978 Eier ausschließlich von Februar bis Mai bei sinkender Salinität zwischen 37,4 und 26,3 und wieder von Dezember 1980 bis März 1981 bei steigender Salinität von 14,1 bis 31 ‰ auf. Die Körperlänge der Tiere variierte von 19 bis 28 mm.

Aus der Abb. 57 ist ersichtlich, daß der Anteil der eiertragenden weiblichen Tiere deutlich bei Werten über 25 ‰ zunimmt. Die eiertragenden Weibchen von Menippe nodifrons waren 1978 von März bis Mai bei absinkender Salinität von 37,4 bis 25 ‰ zu finden. Sie zeigten eine Körperlänge von 27 bis 35 mm. Aus der Abb. 59 läßt sich aber keine deutliche Abhängigkeit des Anteiles der eiertragenden Tiere von der Salinität in einem Bereich mit 25 bis 37,4 ‰ Salzgehalt erkennen.

Der Krebs Pachygrapsus transversus entwickelte 1978 in der Periode von Februar bis April bei steigender Salinität von 32,3 bis 38,5 ‰ Eier. Dagegen trug P. gracilis nicht nur im Zeitraum Januar / Februar bei steigenden Werten von 23,4 bis 32,2 ‰ Salinität Eier, sondern auch von August bis Oktober bei sinkender Salinität von 25,7 bis 13,8 ‰. Im Jahre 1981 wies P. gracilis in den Monaten März und Juni bei sinkenden Werten von 33,4 bis 30,8 ‰ Eier auf. Die Körperlänge der eiertragenden Tiere variierte zwischen 9 und 14 mm.

11. Salinitätstoleranz

Für die Laboruntersuchungen wurden 13 der am häufigsten vorkommenden Arten ausgesucht. Außerdem wurden die Zoea-stadien von drei Krebsen geprüft. Die Temperatur variierte im Laufe der Untersuchungen zwischen 26,5 und 28,5°C. Die pH-Werte schwankten von 7,2 bis 8,2. Diese Werte liegen innerhalb des normalen Bereiches in der Cienaga. Das im Labor verwendete Wasser wurde aus der Cienaga entnommen. Die Herabsetzung der Salinität wurde durch Hinzufügen von destilliertem Wasser erzielt, eine Erhöhung der Salinität durch Hinzufügen von aus Meerwasser gewonnenen Salz erreicht. Die Anzahl der untersuchten Tiere richtet sich nach der Häufigkeit ihres Vorkommens in der Natur. Die Tiere wurden unmittelbar nach ihrem Fang in das Labor gebracht und während 24 Stunden in der gleichen Salinität, die am Fundort herrschte, gehalten. Die Untersuchungen wurden sowohl während der Regenzeit als auch in der Trockenzeit durchgeführt. Die Salinität wurde jeweils nach 72 Stunden plötzlich um 2 ‰ verändert. Außerdem wurden größere Salinitätsschwankungen bis zu 10 ‰ simuliert. Die Toleranzgrenze wurde durch das Absterben der Tiere festgestellt. Als Kriterium für ein Abnehmen der Aktivität der Aktinie Aiptasia tagetes wurde das dauerhafte Einziehen der Tentakeln, für die Schnecken der langfristige Einzug des Siphons, für die Muscheln das permanente Offenhalten der Valven und für die Krebse und deren Larven das Aussetzen der Lokomotion festgelegt.

Die Wichtigkeit der untersuchten Arten liegt in ihrer wirtschaftlichen Bedeutung, ihrem Auftreten als räuberische Formen oder in der Größe ihrer Populationen. Fast alle untersuchten Tiere zeigten im Labor eine größere Salinitätstoleranz als in der Cienaga, mit Ausnahme von A. tagetes, M. sallei und C. vittatus. Mit Sicherheit gibt es im Freiland eine Reihe anderer bestimmender abiotischer Faktoren, die im Labor ohne Bedeutung sind. Eine zusammenfassende Darstellung

der Salinitätstoleranz aller untersuchten Tiere ist auf Abb. 60 wiedergegeben.

Von der Aktinie Aiptasia tagetes wurden im Labor 80 Exemplare geprüft. Die Tiere wurden bei Salinitäten von 9,7, 14, 25 und 30 ‰ aus der Cienaga entnommen. Die in der Lagune bei 9,7 ‰ gefundenen Exemplare zeigten keinen deutlich erkennbaren Unterschied in ihrer Salinitätstoleranz im Vergleich zu denen, die bei 30 ‰ Salinität angetroffen wurden. Während die erste Gruppe Salinitäten zwischen 1,3 und 38,2 ‰ tolerierte, blieb die zweite Gruppe bis zu 40,6 ‰ Salzgehalt aktiv. Die in mittleren Werten gefundene A. tagetes wiesen keine wahrnehmbaren Abweichungen in ihrer Salinitätstoleranz auf. Die unterschiedliche Salinitätstoleranz der einzelnen Tiergruppen von A. tagetes kann auf die Salinität, der die Tiere angepaßt sind, zurückgeführt werden. Die im Labor für diese Art gefundenen Toleranzbereiche entsprechen etwa denen in der Cienaga.

Drei Gruppen der Schnecke Neritina virginea von je 12 Tieren wurden bei Salinitäten von 8,8, 18,4 und 30,2 ‰ aus der Cienaga entnommen. Diese Art überdauerte im Labor einen Salinitätsbereich von 1,8 bis 42,2 ‰. Bei niedriger oder höherer Salinität zeigten die Tiere keine Aktivität und hielten den Siphon eingezogen. Die im Labor ermittelte Toleranzgrenze liegt weit über der in der Natur beobachteten. Nach dem die Tiere zwei Tage in Salinitäten von 62 ‰ gehalten wurden, in der sie sich total inaktiv verhielten, reagierten sie sofort wieder normal, als sie in Salinitäten von 42 ‰ oder niedriger gebracht wurden.

8 Exemplare der Schnecke Thais trinitatensis mit einer Gehäuselänge zwischen 28 und 47 mm wurden bei Salinitäten von 14,1 und 25,6 ‰ aus der Cienaga gesammelt. Diese Art überlebte in einem Salinitätsbereich von 6,1 bis 41,6 ‰. Die Salinitätstoleranz dieser Art ist ebenfalls unter Laborbedingungen weit größer als in der Natur. Eine Steigerung der

Salinität bis zu 46,6 ‰ verursachte einen Verlust der Bewegungsfähigkeit. Die Tiere blieben in den 48 Stunden, in denen sie in dieser Salinität gehalten wurden, inaktiv, erlangten aber langsam ihre normale Reaktionsfähigkeit nach Herabsetzung der Salinität auf 40 ‰ wieder. Dagegen starben alle Tiere, die in Salinitäten unterhalb von 6,1 ‰ gesetzt wurden, schon nach 24 Stunden.

Es wurden 12 Thais haemastoma floridiana mit einer Gehäuselänge von 44 bis 67 mm untersucht. Der Salzgehalt am Fundort betrug 25,7 und 34,9 ‰. Diese Schnecke überdauerte unter Laborbedingungen Salinitäten zwischen 13,7 und 42,4 ‰. Unterhalb und oberhalb dieser Werte wurde diese Art inaktiv. Nach Normalisierung der Salinitätsverhältnisse innerhalb des oben genannten Bereiches stellte sich die Aktivität dieser Schnecke wieder ein. Durch den Einzug des Siphons kann T. haemastoma floridiana kürzere ungünstige Salinitätsperioden leicht überleben. Die im Labor ermittelte untere Grenze stimmte mit den in der Cienaga beobachteten Werten überein.

Von der Raubschnecke Melongena melongena wurden 32 Tiere mit einer Gehäuselänge zwischen 14,2 und 70 mm untersucht. Die Tiere wurden aus der Cienaga bei Salinitäten von 15,5, 20,4 und 35 ‰ entnommen. Im Labor tolerierte M. melongena Salinitäten von 9,5 bis 46,5 ‰. Bei Werten unter- und oberhalb dieser Grenze reagierten die Tiere mit dem Einzug des Siphons und zeigten keinerlei Aktivität. Diese Schnecke überlebte schadlos eine plötzliche Herabsetzung der Salinität innerhalb des obigen Bereiches. Durch den Einzug des Siphons isolieren sich die Tiere vollständig von dem Medium und können so auch sehr ungünstige Perioden in der Natur überstehen. Es konnte keine gravierende Differenz zwischen den verschiedenen untersuchten M. melongena-Gruppen und ihrer Salinitätstoleranz festgestellt werden.

66 Exemplare der Muschel Mytilopsis sallei von 8 bis 20 mm Schalenlänge wurden bei 8,9, 18,4 und 24,6 ‰ Salzgehalt aus der Cienaga entnommen. Die Muscheln tolerierten unter

Laborbedingungen Salinitäten zwischen reinem Süßwasser und 34,6 ‰ Salzgehalt. Dieser Bereich entspricht etwa auch dem Salinitätsbereich in der Natur. Auffällig war das Absterben der in der Natur bei 8,9 ‰ angetroffenen Tiere schon bei 6,9 ‰ Salzgehalt, während der größte Anteil von M. sallei, der bei 18,4 und 24,6 gefunden wurde, im Labor Salinitäten bis zu reinem Süßwasser tolerierten. Die Ursache für das Absterben der Tiere kann mit Sicherheit nicht nur in der Salinität gesehen werden, sondern andere Faktoren, wie Sauerstoffmangel durch die manchmal unregelmäßige Energieversorgung des Labors, dürften hier eine Rolle gespielt haben. Außerdem kann die Größe der Tiere mit der Salinitätstoleranz korreliert werden. Die kleinsten Formen tolerierten Salinitätswerte oberhalb von 30 ‰ nicht. M. sallei besitzt die größte Wachstumsrate bei einer mittleren Salinität von etwa 20 ‰ und erreicht schon in 5 Monaten eine Körperlänge von 20 mm. Bei niedrigen Salinitäten verringert sich die Festigkeit der Schale erheblich, also scheint die Fähigkeit der Tiere, Kalzium dem Wasser zu entnehmen, sich zu verringern. Diese Abschwächung der Valven erleichtert die Raubaktivität der räuberischen Krebse.

Drei Gruppen von Crassostrea rhizophorae wurden im Labor untersucht. Die Tiere wurden bei 9,0, 21,0 und 32,0 ‰ Salzgehalt in der Cienaga gesammelt. Diese Auster überstand unter Laborbedingungen Salinitäten zwischen 1 und 42 ‰. Bei einer Salinität von 1 ‰ überlebten die Tiere 14 Tage. Hieraus ist zu schließen, daß die in der Regenzeit extrem sinkende Salinität keinesfalls die einzige Ursache für das Absterben des größten Teiles der Austernpopulationen in der Cienaga sein kann. Auch die aus der östlich der Lagune gelegenen Sumpfebene stammende Sedimentsfracht beeinträchtigt mit Sicherheit die Lebensmöglichkeit der Austern während der Regenzeit.

22 Exemplare der Garnele Alpheus heterochaelis mit einer Körperlänge von 12 bis 19 mm wurden untersucht. Die Tiere wurden bei Salinitäten von 13 und 27 ‰ aus der Cienaga entnommen. A. heterochaelis tolerierte unter Laborbedingungen Salinitäten zwischen 5 und 41 ‰. Diese Art wies im Labor eine größere Salinitätstoleranz als in der Natur auf. Oberhalb und unterhalb dieser Werte starben die Tiere nach verhältnismäßig kurzer Zeit. Es konnte außerdem keine deutliche Differenz in der Salinitätstoleranz zwischen diesen beiden Gruppen bemerkt werden.

Von dem Einsiedlerkrebs Clibanarius vittatus wurden 8 Tiere bei Anfangssalinitäten von 27,8 und 19,8 ‰ im Labor getestet. Diese Art bleibt in einem Salinitätsbereich von 7,8 bis 39,8 aktiv. Es wurde kein größerer Unterschied in der Salinitätstoleranz dieser beiden Gruppen nachgewiesen. Die im Labor festgestellte Salinitätstoleranz entspricht etwa dem im Freiland beobachteten Bereich.

Der Raubkrebs Panopeus herbstii wurde mit 6 Exemplaren von 25 bis 37 mm Körperlänge untersucht. Die Tiere wurden aus der Cienaga bei 27 und 33 ‰ Salzgehalt entnommen. Wiederum wies auch diese Art im Labor eine größere Toleranz von 5 bis 41 ‰ Salzgehalt als in der Lagune auf. Weibliche Tiere mit Eiern wurden aus der Cienaga bei Salinitäten von 27 ‰ ins Labor gebracht. Die Larven wurden nach dem Schlüpfen auf ihre Toleranz hin untersucht. Die unterste Salinitätsgrenze der Larven lag bei 11 ‰; aber schon bei 15 ‰ war eine wachsende Sterblichkeit zu verzeichnen. Bei 35 ‰ Salzgehalt starben alle Larven ab, während im Plankton in der Natur noch lebende Larven bei 40 ‰ gefunden werden konnten. Die Ursache des Absterbens der Tiere im Labor schon bei 35 ‰ läßt sich sicher nicht nur aus der Salinität erklären.

Die Salinitätstoleranz von dem Krebs Eurypanopeus dissimilis wurde im Labor bei 50 Tieren mit einer Körperlänge zwischen 7,4 und 17 mm getestet. Diese Exemplare wurden aus der Cienaga

bei Salinitäten von 8,6, 14,5, 20,7, 29,3 und 33,5 ‰ entnommen. Die bei 42,5 adaptierten Tiere zeigten sich bis zu 40,5 ‰ aktiv. Die Aktivität reduzierte sich dann bis zu 46,5 ‰ beträchtlich; oberhalb dieser Werte starben alle Tiere innerhalb von 24 Stunden. Die niedrigste Toleranzgrenze für diese Gruppe wurde bei 4,5 ‰ Salzgehalt festgestellt. Dagegen konnten die bei 8,6 ‰ angetroffenen Tiere reines Süßwasser tolerieren. Bei einer rasch gesteigerten Salinität bis 10 ‰ zeigten die Tiere keine wahrnehmbare Änderung ihrer Aktivität. Allerdings wurde wie bei den in 14,5 ‰ gefundenen Tieren als höchste tolerierte Salinität 38 ‰ festgestellt. Eiertragende Tiere von E. dissimilis wurden bei einer Salinität von 8,6 und 20,7 ‰ in der Cienaga gesammelt. Nach dem Schlüpfen der Larven wurde die Salinitätstoleranz der Zoea geprüft. Die Aktivität der Larven wurde durch Photoreaktion festgestellt. Die bei einer Salinität von 20,7 ‰ adaptierten Larven zeigten eine oberste Salinitätsgrenze von 39 ‰. Dieser Wert entspricht etwa auch der obersten Toleranzgrenze der adulten Formen. Die niedrigste noch tolerierte Salinität wurde bei 2,6 ‰ registriert. Somit sind die normalen Salinitätsschwankungen in der Lagune kein limitierender Faktor für das Vorkommen der Larven und Adulten von E. dissimilis.

45 Exemplare des Krebses Glyptoplax sp. mit einer Körperlänge von 6 bis 9,4 mm wurden im Labor auf ihre Salinitätstoleranz hin getestet. Die Tiere wurden bei 9,4, 17,8 und 29,7 ‰ Salzgehalt aus der Cienaga entnommen. Diese Art ist in einem Bereich von reinem Süßwasser bis zu etwa 40 ‰ Salzgehalt lebensfähig. Das Absterben der Tiere im Labor, die bei 17,8 ‰ in der Cienaga gefunden wurden, schon bei 33,8 ‰ ist unerklärbar, da die bei 9,4 ‰ angetroffenen Tiere eine Salinität bis zu 37,4 ‰ tolerierten. Ebenso wie bei E. dissimilis wurde die Salinitätstoleranz der Zoealarien von Glyptoplax sp. untersucht. Die eiertragenden Weibchen wurden aus Salinitäten von 9,4 und 17,8 ‰ ins Labor gebracht. Die Larven überlebten unter Laborbedingungen

bei Salinitäten zwischen 1,8 und 33,8 ‰. Es wurde kein Unterschied in der Salinitätstoleranz zwischen diesen beiden untersuchten Gruppen festgestellt. Die Adulten tolerierten unter Laborbedingungen einen größeren Salinitätsbereich als die Larven.

Der als Bewohner des Süßwasserbereiches typischen Krebs Trichodactylus quinquedentatus wurde aus dem in die Cienaga einmündenden Fluß Sevilla bei einer Salinität von 2,3 ‰ entnommen. Die Körperlänge der 10 untersuchten Exemplare variierte zwischen 12 und 16,8 mm. Diese Art zeigte sich in einem Salzgehaltsbereich von reinem Süßwasser bis zu 10,3 ‰ Salinität sehr aktiv. Oberhalb dieses Wertes war sie nicht mehr bewegungsfähig und starb ab.

D. Diskussion

Das Ziel der vorliegenden Untersuchung war es, über einen Zeitraum von zwei Jahren im gesamten Gebiet der Cienaga ausreichendes Datenmaterial zu sammeln, das zu einer genaueren Kenntnis der abiotischen und biotischen Faktoren des ästuarinen Ökosystems der kolumbianischen Karibikküste führen sollte. Darüber hinaus wurde ein Vergleich mit den Bereits in der Cienaga sowie in anderen tropischen und subtropischen Mangrovelagunen durchgeführten wissenschaftlichen Untersuchungen angestrebt.

1. Abiotische Faktoren

Die Bedeutung der einzelnen abiotischen Parameter und ihre Auswirkungen auf die Invertebratenfauna kann nicht isoliert beurteilt werden. Vielmehr ist von einem außerordentlich komplexen Wirkungsgefüge auszugehen, bei dem die Einschätzung der Beteiligung der einzelnen Faktoren von grundlegendem wissenschaftlichen Interesse ist. Die Strömungsverhältnisse, die Salinität und die Substratstruktur sind die wichtigsten abiotischen Faktoren, welche die Verteilung und das Vorkommen der Tierarten in den ästuarinen Ökosystemen bestimmen.

Durch die Strömungsverhältnisse wird eine Durchmischung des Wasserkörpers erreicht, also auch die vertikale und horizontale Verteilung der Salinität bewirkt. Die Süßwasserzuflüsse der Cienaga und die damit zusammenhängenden hydrodynamischen Bedingungen unterliegen im Jahresverlauf erheblichen Schwankungen. Trotzdem erfahren die allgemeinen Hauptrichtungen der Strömung nur geringfügige Änderungen. Nach den bisherigen Beobachtungen in der Lagune wurde von KAUFMANN und HEVERT (1973), WIEDEMANN (1973) und VON COSEL (1978) angenommen, daß die hydraulischen Verhältnisse in der Cienaga vorwiegend vom Rio Magdalena über seine Nebenarme bestimmt werden. Dagegen konnte in der vorliegenden Untersuchung festgestellt werden, daß im Nord- und Südwesten der Cienaga, einem Gebiet, das als Einflußbereich des Magdalenastroms über die Kanäle Clarin und Grande gilt,

höhere Salinitäten als im Süd-, Südost und Ostteil der Lagune auftreten. Dies gilt auch während der Regenzeit. Daraus ist ersichtlich, daß die hydrographischen Bedingungen des Haffs, insbesondere die Wasserströmungen an der Oberfläche, überwiegend von den Zuflüssen aus der Sierra Nevada bestimmt werden. Die Wassermassen, welche durch die Flüsse Fundacion, Aracataca und Sevilla in die Cienaga einströmen, sind als die wichtigsten verursachenden Kräfte der Wasserbewegung in der Lagune anzusehen.

Die Strömungsverhältnisse in den ästuarinen Gebieten und die sich daraus ergebenden Gesetzmässigkeiten beschrieben STOMMEL (1953) und PRITCHARD (1952 b, 1955). Als Kriterien wurden die vertikale und horizontale Zonierung der Salinität genannt. Eine vertikale Salinitätszonierung ist in der Cienaga Grande nur am Anfang der Regen- oder Trockenzeit und ausschließlich im Einflußbereich der Gezeiten des Meeres erkennbar. Der größte Teil der Lagune weist keine entsprechende Zonierung auf. Zu Beginn der Regenzeiten fließt Brackwasser an der Wasseroberfläche in die Karibik ab. Parallel am Boden entlang dringt Seewasser in die Lagune ein. Diese vertikale Schichtung erfolgt allerdings nur während eines kurzen Zeitraumes. Im weitaus größten Teil des Jahres erfolgt auf Grund der geringen Wassertiefe und der ständig einwirkenden Winde eine fast vollständige Durchmischung des Wassers. Demnach kann die Cienaga als ein Ästuar ohne tiefenabhängigen Salinitätsgradienten bezeichnet werden. Hingegen zeigt die Lagune eine horizontale Zonierung der Salinität; die Werte sinken in südlicher und östlicher Richtung ab. Bei Beachtung der Flächenausdehnung von 460 km² der Lagune ist neben den genannten Faktoren vor allem die Corioliskraft zu berücksichtigen. Die Bedeutung dieser Kraft ist an der im Jahresverlauf unveränderten Richtung der Strömung erkennbar. So bleibt auch während der Trockenzeit die dominierende kreisförmige Wasserbewegung erhalten.

Die Bedeutung der Strömungsverhältnisse in der Lagune liegt nicht nur in ihren Auswirkungen auf Salinität, Wassertemperatur, Sedimentationsrate usw., wichtig sind sie auch für die Verbreitung der planktischen Larven und damit auch des Invertebratenbenthos. Im unmittelbaren Mündungsbereich der Cienaga erschwert die starke Wasserbewegung die Ansiedlung vieler Invertebratenlarven erheblich. Das Hartsubstrat am Nordufer in Form von Steinschüttungen und die Brückenpfeiler werden im Vergleich zu den nahe gelegenen Mangrovewurzeln an der Nordwestseite der Islas de Boqueron nur spärlich besiedelt. Leitarten dieses Biotops sind die auch in der Gezeitenzone der karibischen See verbreiteten Brachyuren Grapsus grapsus und Pachygrapsus transversus. Diese Arten halten sich allerdings meistens oberhalb der Gezeitenzone auf. Im Bereich der Brückenpfeiler ist der Cirripedier Balanus amphitrite niveus der einzige ständige Siedler. Dort unterliegt die Salinität einer gleichartigen Entwicklung wie an Untersuchungsstation 2 (Boqueron). Allerdings begünstigt hier die Schutzfunktion der Mangrovewurzeln die Festsetzung der Invertebratenlarven. Die Mangrovewurzeln sind deshalb wesentlich arten- und individuenreicher als die Steinschüttungen.

Die Wiederbesiedlung des Benthos erfolgt in der Cienaga durch die fast ausschließlich während der Trockenzeit verdrifteten Larven, da die aus dem Meer stammenden Invertebraten vorwiegend im larvalen Stadium in die Cienaga eindringen. Die Weiterentwicklung dieser Larven zur adulten Form hängt von den wechselnden abiotischen Bedingungen ab. Die im limnischen Bereich lebende Invertebratenfauna wird dagegen nur als Adulte zusammen mit den von ihnen besiedelten Pflanzen in die Cienaga verdriftet. Auch die Dispersion der Larven der in der Cienaga permanent lebenden euryhalinen Fauna wird von den Strömungsverhältnissen bestimmt. Die Siedlungsmöglichkeiten und Verteilung der Larven werden von folgenden drei Faktoren eingeschränkt: a) durch die Dauer der freischwimmenden Phase, b) durch die Salinität, die in südlicher Richtung progressiv absinkt und c) durch die Substratstruktur.

Die Salinitätstoleranz der Larven und Adulten wird später an Hand älterer und eigener Untersuchungen diskutiert.

In den ästuarinen Lagunen ist die Salinität der am meisten diskutierte und zugleich wichtigste Faktor. Die Fauna und Flora wird durch ihre Höhe und Schwankungen entscheidend limitiert. In der Cienaga ist die Salinität einem erheblichen räumlichen und zeitlichen Wechsel unterworfen. Der ständig differierende Süßwasserzufluß ist dabei von großer Bedeutung. VON COSEL (1978) bezeichnet den Bereich zwischen der Mündung, Islas de Boqueron und Tasajera, als eigentliches Ästuargebiet. Er beschränkt das Ästuargebiet auf den Einflußbereich der Gezeiten, also auf eine Fläche, die etwa 10 % der gesamten Ausdehnung der Cienaga einnimmt. Nach eigenen Untersuchungen ist dagegen die gesamte Lagune als Ästuargebiet zu betrachten, einschließlich der Teile, in denen die Salinität nur von den jahreszeitlichen klimatischen Bedingungen abhängig ist. Die Ausdehnung der durch die Gezeiten beeinflussten Zone ändert sich auch im Zusammenhang mit den klimatischen Gegebenheiten. Eine Grenze zwischen dem Einflußbereich der Gezeiten und dem übrigen Bereich der Lagune kann nicht erkannt werden. Bei steigendem Süßwasserzufluß wird der Gezeiteneinflußbereich nach Norden verschoben, in der Trockenzeit dagegen nach Süden, wobei sich gleichzeitig der Einfluß der Gezeiten verkleinert. PALACIO und PEREZ (1977) stellten hier starke tägliche Salinitätsschwankungen fest, allerdings kommen sie nur während eines Zeitraumes von zwei bis drei Monaten im Jahr zur Geltung, und zwar jeweils bei Wechsel von Regen- und Trockenzeit und umgekehrt.

Es wurde im größten Teil der Lagune keine vertikale Zonierung festgestellt. Nur der Einflußbereich der Gezeiten weist während der Flut und ausschließlich am Anfang der Trocken- und Regenzeit eine vertikale Zonierung auf durch zwei gegen-

einander verlaufende Strömung aus Meer- und Brackwasser.

In der Regel liegen die Salinitätswerte der Lagune unter denen des karibischen Meeres. Hieraus wird deutlich, daß der Süßwasserzufluß größer als die Verdunstungsrate ist. Die Untersuchungen von SQUIRES und RIVEROS (1971), WIEDEMANN (1973), JESKE (1976) und VON COSEL (1978) führen übereinstimmend an, daß die Salinitätswerte in der Cienaga während ihrer Untersuchungen immer sogar in der Trockenzeit unter $30\text{ }^{\circ}/\text{oo}$ lagen. Im Laufe der vorliegenden Untersuchungen blieben diese Werte vorwiegend unter denen von $37\text{ }^{\circ}/\text{oo}$ der karibischen See. Eine Ausnahme davon bildeten die Werte aus der Trockenzeit von März bis April 1978, als die Salinität in der Lagune $40\text{ }^{\circ}/\text{oo}$ erreichte. Diese Werte waren aber nur ganz kurzfristig zu registrieren und im weiteren Verlauf der Untersuchungen nicht mehr festzustellen. Deshalb muß die Lagune als ein Positivästuar (die Salinität liegt unter der des Meeres) bezeichnet werden. Angesichts der hohen Verdunstungsrate und der schmalen Verbindung zum Meer von nur 200 m Breite wäre zu erwarten, daß in der Trockenzeit die Salinitätswerte deutlich über denen des Meeres lägen. Der Maximalwert beträgt in der Cienaga jedoch meistens $37\text{ }^{\circ}/\text{oo}$. Vollständig anders liegen die Salinitätsverhältnisse in der ebenfalls in einem semiariden Gebiet gelegenen Laguna Madre de Mexiko. Dort wurden doppelt so hohe Salinitätswerte gemessen wie im Meer. So variierte die Salinität nach SIMMONS (1957) in der Periode 1952 bis 1955 von 41 bis $62\text{ }^{\circ}/\text{oo}$. Weitere Beispiele solcher negativer Ästuarien (die Salinität liegt über den Werten des Meeres) finden sich bei DAY, MILLARD und BROEKHUYSEN (1953) in ihren Untersuchungen der südafrikanischen ästuarinen Ökosysteme von St. Lucia. Während der Trockenperiode erreichte die Salinität dort Werte von $50\text{ }^{\circ}/\text{oo}$. St. Lucia, ein in seinen hydrographischen Bedingungen mit der Cienaga vergleichbares Ästuar, demonstriert deutlich die in der Regel vorherrschenden ökologischen Verhältnisse einer semigeschlossenen tropischen

Mangrovelagune. In der Cienaga liegen normalerweise genau entgegengesetzte Bedingungen vor. Während der Trockenperiode bewirkt die Wasserzirkulation in der Lagune eine vollständige Durchmischung des Brack- und Meerwassers. Hierbei spielt, wie gesagt, die Corioliskraft eine ausschlaggebende Rolle.

Die Cienaga zeigt eine deutliche horizontale Gliederung hinsichtlich der Salinität. Die Lagune weist, mit Ausnahme der limnischen, alle Zonen auf, die von DAY (1951) und CARRIKER (1967) genannt wurden: die oligohaline Zone, in der die Werte von 0,5 bis 5 ‰ variieren, die mesohaline Zone, mit Werten zwischen 5 und 18 ‰, die polyhaline Zone, mit Salinitäten von 18 bis 30 ‰ und die euhaline Zone, mit Werten zwischen 30 und 40 ‰. Die Ausdehnung dieser verschiedenen hydrographischen Zonen ändert sich im Laufe des Jahres erheblich. So zeigte das gesamte Untersuchungsgebiet im März und April 1978 euhaline, hingegen im Juli 1981 oligohaline Bedingungen. Die Salinität steigt in nördlicher Richtung an.

Im allgemeinen schwankt die Wassertemperatur im Tages- und Jahresverlauf wesentlich stärker in den ästuarinen Ökosystemen als in den benachbarten marinen Gebieten. Dagegen bleibt die Temperatur in der tropischen Mangrovelagune der Cienaga Grande an der Wasseroberfläche im Laufe des Jahres mit etwa 30°C relativ konstant. An den Mündungen der Flüsse in die Cienaga und an der Verbindung der Cienaga zum Meer liegen die Temperaturwerte jeweils um 2 bis 3°C niedriger. Im Mündungsbereich ist darüber hinaus die Entwicklung der saisonalen und täglichen Temperaturunterschiede weniger groß als im übrigen Bereich der Lagune. In der gesamten Cienaga ist außerdem keine deutlich erkennbare horizontale Schichtung der Temperatur zu verzeichnen. Die Temperaturen steigen im Wasser einheitlich als Folge der starken Sonneneinstrahlung im Tagesverlauf von 27 bis auf 34°C. Dagegen variieren die Mittelwerte im Jahresverlauf nur um 3°C. Die täglichen

relativ hohen Temperaturunterschiede des Wassers haben ihre Ursache in der geringen Wassertiefe der Lagune.

Die maximalen vertikalen Unterschiede der Wassertemperatur betragen nicht mehr als 2°C und dies nur im Mündungsgebiet und zu Beginn der Trocken- oder Regenzeit. So ist auch generell keine vertikale Zonierung der Wassertemperatur erkennbar. Die Wassertemperatur ist wegen ihrer geringen zeitlichen und räumlichen Schwankung für das Vorkommen und die Verteilung der Makroinvertebraten kein limitierender Faktor. Weiterhin begünstigt die vorherrschende hohe Temperatur die Salinitätstoleranz der Fauna (KINNE, 1964).

Der pH-Wert und Sauerstoffgehalt des Wassers wurden in der Cienaga bisher nicht eingehend untersucht. In der vorliegenden Untersuchung wurden die pH-Werte stetsparallel mit den Salinitätswerten bestimmt. Die Werte variierten im Laufe der Untersuchungen zwischen 6,3 und 9,1, infolge der Verbindung zum Meer im Mündungsbereich im Jahresverlauf wiederum weniger stark als in den übrigen Gebieten der Lagune. Hier treten nur während des Höhepunktes der Regenzeit bei extremem Zufluß von Süßwassermassen starke pH-Schwankungen auf. Die Flußeinmündungen unterliegen dagegen ständig starker pH-Unterschieden. Die Entwicklung der pH-Werte entspricht tendenziell den jeweiligen klimatischen Bedingungen in der Lagune. Die pH-Werte der Wasseroberfläche liegen in der Regel um 0,5 höher als am Boden. Eine auffällige vertikale Zonierung des pH-Wertes ist im Haff nicht zu verzeichnen. In der Untersuchung von JESKE (1976) während der Periode von September bis Dezember 1973 wurden pH-Werte zwischen 6,3 und 8,9 ermittelt. Diese Schwankungsbreite stimmt also mit den Werten der vorliegenden Untersuchung überein.

Die Wasserstoffionenkonzentration des Meerwassers liegt zwischen 8,1 und 8,3. Daher wird angenommen, daß die pH-Werte im Meer keinen limitierenden Faktor für das Vorkommen und die Verteilung der Makroinvertebraten darstellen. Die genaue ökologische Bedeutung des pH-Wertes für das Invertebratenbenthos in ästuarinen Ökosystemen wurde bisher noch

nicht eingehend geklärt. Nach MATTOX (1949) spielen die pH-Schwankungen zwischen 7,4 und 8,2 in den ästuarinen Gebieten in Puerto Rico für die Auster Crassostrea rhizophorae und ihre Begleitfauna eine untergeordnete Rolle. In anderen Ästuaren in Galveston Bay (Texas) stellte HOPKINS (1931) pH-Werte zwischen 8,0 und 8,4 fest. Allerdings wurden dort gleichzeitig hohe Salinitäten ermittelt. LOOSANOFF und ENGLE (1940) beobachteten vor Long Island Sound Schwankungen von 7,1 bis 8,3. Im Vergleich zu diesen Arbeiten liegt die Variationsbreite der pH-Werte in der Cienaga von 6,3 bis 9,1 etwas höher. Diese größeren Schwankungen des pH-Wertes können in der Cienaga als ein gewisser limitierender Faktor für die Invertebratenfauna wirken.

Die ständige den Austausch mit der Atmosphäre begünstigende Bewegung des Wassers sowie die hohe Lichtintensität der Sonne und die große Assimilationsrate tagsüber verursachen einen hohen Sauerstoffgehalt des Wassers in der Lagune. Der Sauerstoffsättigungsgrad in den ästuarinen Ökosystemen ist von der Salinität und der Wassertemperatur abhängig. In der Cienaga ist jedoch ein Tiefengradient der Sauerstoffwerte erkennbar. Nach CAMACHO (1978) variierte der O_2 -Wert im Jahre 1978 an der Wasseroberfläche zwischen 5,9 und 7,8 mg/l, am Boden in 1,5 m Wassertiefe nur zwischen 3,1 und 5,6 mg/l. Die vertikale Verteilung des Sauerstoffs in der Cienaga wird einerseits vom Bewegungsgrad des Wassers, andererseits von der Intensität der sauerstoffzehrenden Fäulnisvorgänge am Boden bestimmt. In den Mangrovewurzelbeständen finden bedeutende Ablagerungen von Sedimenten statt. Die ungünstigen Bedingungen in dieser anaeroben Zone können nur wenige Invertebraten tolerieren. Das Sauerstoffdefizit des Bodens, besonders des Schlammbodens, schließt in der Cienaga weitgehend mit Ausnahme von Neanthes succinea eine Besiedlung durch Invertebraten aus.

Umfassende Untersuchungen über substratabhängige Verteilung und Besiedlungsvorgänge der Invertebraten in den tropischen ästuarinen Ökosystemen Südamerikas liegen noch nicht vor.

VON COSEL (1978) bearbeitete die Verteilung der Mollusken in der Cienaga in Bezug auf die Bodenstruktur. In der Lagune ist Schlamm Boden der am meisten verbreitete Bodentyp. Allerdings ist dieser Boden in Hinsicht auf Arten- und Individuenzahl als arm anzusehen, da die meisten in der Cienaga lebenden Invertebraten für ihre Ansiedlung Hartsubstrat benötigen. Die geringe Besiedlung des Schlamm Bodens läßt sich nicht nur auf die hohe Sedimentationsfracht zurückführen, sondern auch durch die am Boden rasch wechselnden abiotischen Faktoren und den Sauerstoffmangel erklären. Während im Mündungsbereich der Cienaga ins Meer im Schlamm Boden fast ausschließlich der Polychät Neanthes succinea siedelt, wird das Hartsubstrat in diesem Gebiet vergleichsweise reich bewohnt. Obwohl der Expositionsgrad der Austernbänke und Mangrovwurzeln unterschiedlich ist, zeigen die jeweiligen Lebensgemeinschaften mit Ausnahme der ausschließlich in der Supralitoralzone der Mangroven lebenden Arten sowie einige nur sporadisch und vereinzelt an Austernbänken anzutreffender Arten eine große Ähnlichkeit. Die kontinuierlich in der Lagune vorkommenden Makroinvertebraten treten sowohl an Mangrovwurzeln als auch an Austernbänken auf. Diese Arten sind in der Regel euryhalin. Sie bilden die Basis der Begleitfauna von Crassostrea rhizophorae. Diese Gemeinschaften weisen jedoch an den Austernbänken eine höhere Populationsdichte als an den Mangrovwurzeln auf. Das Hartsubstrat in Form von Mangrovwurzeln bleibt im ganzen südlichen Bereich der Cienaga unbesiedelt, auch die Austernbänke in diesem Bereich und besonders während der Regenzeit sind weniger als die im Mündungsbereich liegenden Bänke bewohnt. Die hohe Sedimentationsfracht und die im allgemeinen niedrige und dann wieder schnell wechselnde Salinität kann als Ursache hierfür gelten.

Bei der Kontrolle der im Untersuchungsgebiet ausgelegten Kunststoffplatten ergab sich eine beträchtlich stärkere Besiedlung der Unterseite. Diese unterschiedliche Besiedlungsdichte ist mit großer Wahrscheinlichkeit auf die an beiden Flächen verschiedene Sedimentationsrate und den

Beleuchtungsunterschied zurückzuführen (SCHUHMACHER, 1977). Während die Unterseite generell sedimentfrei bleibt, ist die Oberseite permanent mit einer Sedimentschicht überzogen, welche die Festsetzung der Larven verhindert. Außerdem binden die auf der obersten Plattenoberseite wachsenden Algen die sich ablagernden Sedimente und erschweren das Festsetzen der Larven.

Eine deutlich tiefenabhängige Zonierung zeigt sich im allgemeinen nicht. Bei der Betrachtung der durchschnittlichen Wassertiefe der Lagune von 1,5 m scheint dieser Faktor für die Verteilung des größten Teils der Fauna keine bedeutende Rolle zu spielen. Allerdings kann der Faktor Licht auf die Ansiedlung und Verteilung der Hydroidpolypen in der Cienaga einen Einfluß ausüben. Während Calyptospadix cerula die exponierte Seite der Platten besiedelt, bevorzugen die Obelia-Arten die darunter im Schatten liegenden Flächen. Diese Ergebnisse lassen sich durch die Beobachtungen auf natürlichem Substrat bestätigen. Während C.cerula weitgehend die Mangrovewurzeln in der Gezeitenzone besiedelt, sind die Obelia-Arten am Boden auf den Austernbänken häufiger anzutreffen. Bei den Untersuchungen mit den Kunststoffplatten konnte nicht festgestellt werden, ob die einzelnen Arten des Invertebratenbenthos eine spezielle Substratneigung besitzen, da alle verwendeten Platten eine gleichartige glatte Fläche aufwiesen. Jedochergibt sich beim Vergleich der verschiedenen Lebensgemeinschaften der Hartsubstrate, daß die Zusammensetzung der Biozosen untereinander nur wenig differiert. So ist im allgemeinen keine deutliche Substratpräferenz erkennbar.

2. Salinität als regulierender Faktor in der Fauna der Cienaga Grande

Die größte Anzahl der in der Cienaga lebenden Makroinvertebraten bevorzugen Gebiete mit stabiler und hoher Salinität. Die Regionen mit längeren Perioden niedrigerer Salinität zeigen dagegen eine beträchtliche Reduzierung der Artenzahl.

Auch die Populationsdichte sinkt bei fallender Salinität. Einige permanent in der Lagune vorkommenden Arten bilden hiervon allerdings eine Ausnahme. In der Regel sind die größten Populationen bei Salinitäten oberhalb 25 ‰ zu finden. Eine ähnliche Tendenz beobachtete auch WELLS (1961) in seinen Untersuchungen über die Verteilung der Epifauna von Crassostrea virginica in New Port River. Die im Brackwasser lebende Fauna toleriert große Salinitätsschwankungen, die osmoregulatorischen Mechanismen variieren dabei von Art zu Art. Neben dem periodischen Wechsel der Salinität spielen nach KINNE (1964) auch andere im Brackwasser gelöste Stoffe für die Verteilung der Invertebraten eine wichtige Rolle.

In der Cienaga sind im wesentlichen Vertreter aus fünf Tierstämmen anzutreffen. Mollusken und Decapoden bilden den größten Teil der Benthalfauna. Andere Bewohner der naheliegenden karibischen See wie Porifera und Echinodermata sind in der Lagune nicht zu beobachten.

Als euryhaline Formen treten in der Lagune nur wenige Arten wie die Aktinie Aiptasia tagetes, die Krebse Eurypanopeus dissimilis und Glyptoplax sp. und die Muschel Crassostrea rhizophorae auf, die sowohl bei Salinitäten von 1 als auch 40 ‰ registriert wurden. Diese euryhalinen Arten bilden allerdings nur einen geringen Anteil der gesamten Invertebratenfauna. Etwa 90 % der Makroinvertebraten leben in einem Salinitätsbereich zwischen 25 und 37 ‰. Diese Salinität bietet offensichtlich die optimalen Lebensbedingungen. Die Einwanderungen der Invertebraten aus der karibischen See sind für das Artenspektrum von großer Bedeutung. Hier zeichnen sich die durch Schalen oder ein Exoskelett geschützten Tiere durch größere Salinitätstoleranz aus.

Nach BARNES (1980) sind zwei Kategorien der ästuarinen Fauna zu unterscheiden:

a) Arten, deren Populationsdichte im Jahresverlauf unregelmäßig schwankt. Es besteht eine direkte Abhängigkeit von den jeweils vorherrschenden abiotischen Faktoren.

b) Arten, die regelmäßig in diesen Gebieten auftreten und aus dem Meer oder den Flüssen aktiv einwandern.

Für die Verhältnisse in der Cienaga scheint diese Klassifizierung nur teilweise zuzutreffen. Nach den vorliegenden Untersuchungen sind vier Kategorien der Makroinvertebraten zu erkennen.

a) Arten, die unabhängig von der Salinität das ganze Jahr über anzutreffen sind. Hierunter sind wieder zwei verschiedene Typen erkennbar:

Arten, die im ganzen Untersuchungsgebiet anzutreffen sind wie der Polychät Neanthes succinea und die Muschel Crassostrea rhizophorae und

Arten, welche nur im Mündungsbereich der Cienaga vorkommen wie die Krebse Pachygrapsus transversus und P. gracilis.

b) Arten, die nur in bestimmten Jahreszeiten einwandern, wobei wiederum zwei Gruppen zu unterscheiden sind:

Arten, die im ganzen Gebiet zu finden sind wie der sessile Polychät Hydroides sp. und

Arten, die entweder nur im Nord- und Mündungsbereich auftreten wie der größte Teil der stenohalin-marinen Formen oder Arten, die nur in der Südcienaga vorkommen wie die Süßwassermuschel Ampullarius porphyrostomus.

In dieser Klassifizierung sind nicht nur die Salinitätsverhältnisse, sondern auch die Verteilung der Fauna berücksichtigt.

Das Ausmaß der Salinitätstoleranz vieler in der Cienaga lebender Invertebraten ist bisher weitgehend unbekannt. WEDLER (1973) ermittelte den Salinitätsbereich der Hydroidpolypen, VON COSEL (1978) führte eine Bestandaufnahme der Molluskenfauna der Cienaga durch, die mit den gefundenen Salinitäten korreliert wurde. Im folgenden Abschnitt sollen eigene Ergebnisse mit anderen bereits vorliegenden verglichen werden.

Der in der Cienaga am häufigsten vorkommende Hydroidpolyp war im Jahr 1970 nach WEDLER (1973) die weltweit verbreitete Art Calypotospadix cerula. Diese Art wurde auch während der

vorliegenden Untersuchungen mit stärksten Populationen beobachtet. Nach HUMMELINK (1936) ist C. cerula in der Zuidersee (NL) bei Salinitäten über 3,6 ‰ typisch und kann aber auch einen Salzgehalt von 2,7 bis 15,4 ‰ tolerieren. Nach KINNE (1956 c) bilden sich im Oktober die Hydranten von C. cerula im Nordostseekanal zurück. Die Tiere bleiben von November bis April in der Menontenphase. WEDLER (1973) beobachtete die Rückbildung der Hydranten von C. cerula gegen Ende Oktober, als die Salinitätswerte unterhalb von 5 ‰ in der Cienaga lagen. Die Menontenphase dauerte von Anfang Dezember 1970 bis Ende Januar 1971 bei Salinitäten zwischen 2 und 3 ‰. Im Februar wurden bei steigender Salinität neue Hydranten ausgebildet, die acht Monate überdauerten. Im Laufe der vorliegenden Untersuchungen wurde festgestellt, daß Beginn und Dauer der Menontenphase dieser Art in den einzelnen Jahren nicht zu übereinstimmenden Zeitpunkten stattfand. Im Jahre 1978 bildeten sich die Hydranten während der Monate März und April bei Salinitäten oberhalb von 35 ‰ zurück. Es wurde allerdings in dieser Periode keine Menontenphase gefunden. Die Ursache hierfür liegt wahrscheinlich in der fast immer über 5 ‰ liegenden Salinität. Dagegen bildete C. cerula bei Salinitäten unter 3 ‰ im Juni und Juli 1981 die Menontenphase. Also scheint das Vorkommen von C. cerula in der Cienaga bei im Jahresverlauf konstanten Temperaturen in einer gewissen Abhängigkeit von der Salinität abzulaufen. Ferner ist die Entwicklung der Kolonie jahreszeitlich nicht korrelierbar. Obelia tottoni und O. dichotoma tolerieren nur Salinitäten oberhalb von 20 ‰. Diese Arten sind mit großer Wahrscheinlichkeit die von WEDLER zitierten Laomedea bicuspidata und L. tottoni. Die Werte der vorliegenden Untersuchung stimmen mit denen von WEDLER (1973) überein.

HEDGPETH (1967) beschrieb für die auch in der Laguna Madre de Texas vorkommende Scyphozoenart Stomolophus meleagris einen Salinitätsbereich von 10 bis 60 ‰ als tolerierbar. Diese Art wird in der Trockenzeit aus der Karibik in die

Cienaga verdriftet bei Werten zwischen 20 und 39 ‰. Bei Salinitäten unterhalb von 20 ‰ stirbt diese Meduse innerhalb weniger Tage ab. Der Salinitätsbereich dieser Art ist in der Cienaga bedeutend enger als in der Laguna Madre, wo Salinitäten bis 60 ‰ gemessen wurden. Das Vorkommen dieser Tiere ist in der Cienaga nicht nur von den Salinitätsverhältnissen abhängig, sondern auch von der vorherrschenden Strömung.

Die das ganze Jahr über in der Cienaga anzutreffende Polychätenart Neanthes succinea ist ebenfalls in den Mangrovelagunen und ästuarinen Ökosystemen der karibischen See und des Golfs von Mexiko weit verbreitet. WELLS (1961) registrierte diese Art auf den Austernbänken in Nordcarolina bei niedrigen Salinitäten. Während ODUM und HEALD (1972) in einigen ästuarinen Gebieten von Florida die größten Populationen von N. succinea bei Salinitäten unterhalb von 1 ‰ beobachtete, fanden ebenfalls in Florida TABB und MANNING (1961) diese Art in einem Salinitätsbereich von 10 bis 21 ‰. Im Palmico River (USA) kam nach ODUM und COPELAND (1970) dieser Polychät in einem breiteren Bereich von 9 bis 31 ‰ Salzgehalt vor. In der Cienaga war N. succinea ständig zu finden. Die größten Exemplare mit 12 mm Länge wurden allerdings bei etwa 9 ‰ gefunden. Offensichtlich spielt die Salinität hier für die Verteilung dieser Art keine große Rolle, wenn sie auch ihre größten Populationen bei Salinitäten unter 20 ‰ bildet. Der als Parasit an Crassostrea rhizophorae in der Cienaga lebende Polychät Polydora websteri wurde von LOOSANOFF und ENGLE (1940) in Milford Harbour (USA) nur in kleinen Populationen an Crassostrea virginica bei Salinitäten oberhalb von 26 ‰ angetroffen. Die am Boden lebende Muschel zeigt deutlich weniger Parasiten als die an Mangrovwurzeln festsetzenden Tiere. Hingegen sind in der Cienaga die am Boden lebenden Austern stärker von Parasiten befallen. In Milford Harbour liegt die Salinität an den Mangroven in der Gezeitenzone niedriger als am Boden. Hieraus ergeben

sich für P. websteri bessere Lebensbedingungen, da sie niedrigere Salinitäten bevorzugt. Der geringe Salinitätsunterschied zwischen dem Boden- und Oberflächenwasser in der Cienaga und das periodische Trockenliegen in der Gezeitenzone verhindern einen stärkeren Parasitenbesatz der an den Mangrovewurzeln wachsenden Austern. Es wurde außerdem festgestellt, daß P. websteri nicht mehr als 24 Stunden in reinem Meerwasser überlebt, allerdings nur, wenn dieser Wechsel ohne progressive Anpassungsperiode erfolgt. Ist diese Anpassungsperiode gegeben, kann diese Art Salinitäten bis 39 ‰ tolerieren.

Die sessile Polychätenart Branchiomma nigromaculata ist über die ästuarinen Ökosysteme der karibischen See und des Golfs von Mexiko verbreitet. TABB und MANNING (1961) beobachteten die Art in Florida in einem Salinitätsbereich von 17 bis 32 ‰. BREUER (1962) nannte als oberste Grenze für B. nigromaculata in der Laguna Madre von Mexiko 20,4 ‰. In der Cienaga bildete B. nigromaculata dagegen große Populationen bei Werten oberhalb von 20 ‰ bis etwa 40 ‰. Dieser Bereich stimmt weitgehend mit den in Florida ermittelten Salinitäten überein. Eine stichhaltige Erklärung für das Vorkommen dieser Art in der Laguna Madre nur unterhalb von 20,4 ‰ Salzgehalt läßt sich nicht ohne weiteres finden. Mit Sicherheit müssen hier andere unbekannte abiotische Faktoren eine limitierende Rolle spielen.

In der Cienaga ist die Auster Crassostrea rhizophorae die wichtigste kommerzielle Invertebratenart. Ihr Verbreitungsgebiet ist auf die tropischen Mangrovelagunen der karibischen See beschränkt. Nach MATTOX (1949) kann diese Art bis zu 40 ‰ Salzgehalt in Puerto Rico tolerieren. NIKOLIC und MELENDEZ (1968) nannten als optimalen Salinitätsbereich Werte zwischen 26 und 37 ‰ in Cuba. Nach VON COSEL (1978) kann C. rhizophorae in der Cienaga bei Salinitäten zwischen 5 und 37 ‰ leben. Aber permanenten Einfluß von Süßwasser kann diese Art höchstens vier Wochen überstehen. Im Laufe der vorliegenden Untersuchungen wurde die Auster

in einem Bereich von 1 bis 40 ‰ angetroffen. Allerdings besiedelt C. rhizophorae die Mangrovwurzel in der Gezeitenzone nur in den Bereichen höherer Salinität (Mündungsbereich der Cienaga). Ihre Bänke bildet sie dagegen auch in Gebieten, die längeren niedrigen Salinitätsperioden unterliegen. Aus diesen Beobachtungen läßt sich entnehmen, daß die in höherer Salinität lebende Auster wahrscheinlich eine größere Toleranz gegen das als Folge der Gezeiten periodische Trockenliegen besitzt. SQUIRES und RIVEROS (1971) fanden, daß C. rhizophorae zum großen Teil bei andauernder niedriger Salinität in der Cienaga abstirbt. Doch kann diese niedrige Salinität nicht als einzige Ursache für das Absterben der Austern angesehen werden, sondern ist die Konsequenz des Zusammenwirkens von niedriger Salinität und hoher Sedimentfracht während der Regenzeit.

Die kommerziell wichtige Muschel Polymesoda arctata wurde in der Cienaga im Zeitraum September 1970 bis August 1972 von VON COSEL (1978) in einem Salinitätsbereich von 3 bis 30 ‰ gefunden. Nach der ungewöhnlich starken Trockenperiode im Jahre 1978, als die Salinität in der Cienaga Werte bis zu 40 ‰ erreichte, konnte diese Art im weiteren Verlauf der Untersuchungen nicht mehr angetroffen werden. Mit Sicherheit ist anzunehmen, daß die hohe Salinität von März und April 1978 das vollständige Absterben der Muschel verursachte, da sie Salinitäten über 30 ‰ nur während kürzerer Perioden von höchstens 14 Tagen überlebt.

In den ästuarinen Arealen des Golfs von Mexiko und der karibischen See wurde die Muschel Brachidontes exustus als Begleitfauna von Crassostrea virginica angetroffen. Sie kam in Florida nach TABB, DUBROW und MANNING (1962) in einem Salinitätsbereich von 9 bis 32 ‰ vor. Hingegen beobachteten dort ODUM und HEALD (1972) die größten Populationen bei Salinitäten unterhalb von 10 ‰. BREUER (1962) nannte 20 ‰ als oberste Grenze für das Vorkommen von B. exustus in der Laguna Madre de Mexiko. In Zentraltexasan der Küste von Mesquite Bay (USA) fand HOESE (1960) sie nur selten

Bei Salinitäten unter 12 ‰, sehr zahlreich aber bei höheren Werten bis zu 45,3 ‰. In Laboruntersuchungen stellte WELLS (1961) fest, daß diese Art bei Wassertemperaturen zwischen 24,5 und 27,5°C Salinitätsverminderungen bis zu 13 ‰ tolerieren kann. Der für die Cienaga zutreffende Salinitätsbereich für B. exustus entspricht etwa diesen Ergebnissen. Die Muschel bildet ihre größten Populationen bei Werten über 30 ‰. Sie ist ein typischer Bewohner der Gezeitenzone in der karibischen See. Während der mit der großen Trockenheit verbundenen hohen Salinität im Jahre 1978 war B. exustus der am häufigsten anzutreffende Epibiont an den Austerbänken. Als Folge der anschließenden niedrigen Salinität starb ein großer Teil ihrer Populationen ab. Eine Wiederbesiedlung wurde dadurch mit Sicherheit verhindert.

Die sessile Schnecke Crepidula plana wird in der Literatur als Begleitform von Crassostrea virginica häufig genannt. Während HOESE (1960) diese Art in Zentraltexas in einem Salinitätsbereich von 12 bis 45 ‰ fand, kam C. plana in Florida bei Salinitäten zwischen 35 und 37 ‰ vor (TABB und MANNING, 1961). Der in der Cienaga ermittelte Bereich entspricht obigen Werten. Das Vorkommen der Schnecke wird nicht nur von der Salinität bestimmt, sondern auch durch die Wanderungsbewegungen des Einsiedlerkrebsses Clibanarius. RODRIGUEZ (1973) beobachtete die Raubschnecke Thais haemastoma floridiana im Lago de Maracaibo (Venezuela) bei Salinitäten zwischen 7 und 23 ‰. In Laboruntersuchungen stellte WELLS (1961) fest, daß T. haemastoma floridiana Werte unter 9 ‰ nicht mehr toleriert. Diese Untersuchungen wurden bei Wassertemperaturen zwischen 28 und 28,5°C durchgeführt, die den mittleren Wassertemperaturen entsprechen. Im Gegensatz zu diesen beiden Beobachtungen wurden in den vorliegenden Untersuchungen bei Werten unter 16 ‰ keine lebenden Tiere mehr gefunden. Offensichtlich spielen hier noch andere ökologische Faktoren eine Rolle.

Der Cirripedier Balanus amphitrite niveus kommt als Begleitfauna in Austerbänken und Mangrovwurzeln der ästuarinen Ökosysteme in der karibischen See vor. RODRIGUEZ (1973) beob-

achtete diese Art im Lago de Maracaibo in einem Bereich von 3 bis 11 ‰ Salzgehalt, TABB und MANNING (1961) in Florida bei Werten zwischen 25 und 38 ‰. In der Cienaga lebt B. amphitrite niveus in einem größeren Bereich von 6 bis 40 ‰, bevorzugt allerdings Salinitäten oberhalb von 20 ‰.

Die Salinität wurde als wichtigster Faktor für die Ein- und Auswanderung der Garnelen der Gattung Penaeus in die Lagune angesehen. Nach EWALD (1965) leben die Jungtiere von Penaeus in den Lagunen von Venezuela bei Salinitäten zwischen 15 und 25 ‰. In ihren Untersuchungen in allen ästuarinen Gebieten von Texas fanden GUNTER et al (1964) die größten Populationen von Penaeus bei Salinitäten zwischen 10 und 30 ‰, nach PARKER (1970) entwickelten diese Arten ihre stärksten Populationen in einem Bereich von 0,9 bis 30,8 ‰. In Laboruntersuchungen über das Wachstum von Penaeus durch ZEIN-ELDIN (1963) und ZEIN-ELDIN und ALDRICH (1965) wurde kein signifikanter Unterschied in der Wachstumsrate der Juvenilen bei Salinitäten zwischen 2 und 40 ‰ festgestellt. Die postlarvalen Stadien der Gattung Penaeus wandern das ganze Jahr über in die Cienaga ein und zeigen unbeeinflusst von der Salinität die größten Populationen in der Periode Okt./Nov. Die Garnelen bleiben etwa 6 bis 9 Monate in der Cienaga und kehren noch als Juvenile ins Meer zurück. Die Salinität hat offensichtlich keinen direkten Einfluß auf diese Wanderungen, erweist sich aber als Schutzfaktor, da ihre im Meer lebenden Feinde die großen Schwankungen und niedrige Salinität in der Cienaga nicht tolerieren können. Der optimale Salinitätsbereich liegt nach den Untersuchungen von COSTELLO und ALLEN (1967), ZEIN-ELDIN und GRIFFITH (1969), WIESEPAPE et al (1972) und VENKATARAMIAH (1974) zwischen 5 und 25 ‰. Es liegen trotzdem keine deutlichen Ergebnisse vor, die eine direkte Steuerung der Wanderungen durch die Salinität in einem Bereich von 1 bis 37 ‰ beweisen. Die Länge der die Cienaga verlassenden Garnelen variierte von 70 zu 80 mm. Es kann daher angenommen werden, daß diese Körperlänge bei der Auswanderung der Juvenilen die Norm darstellt.

Die Garnele Alpheus heterochaelis ist überall in den Mangrove-lagunen als Begleitfauna von Crassostrea zu finden. In Florida bevorzugt diese Art nach HOESE (1960) einen Salinitätsbereich von 3 bis 16 ‰. ODUM und HEALD (1972) nannten dagegen Salinitäten von 1 bis 27 ‰. Ebenfalls in Florida wiesen TABB und MANNING (1961) diese Art als typisch für einen Bereich von 6 bis 35 ‰ aus. In der Cienaga zeigte A. heterochaelis eine deutliche Präferenz für Salinitäten von mehr als 15 ‰. Sie kann, wenn auch dies selten gefunden wurde, Brackwasser bis zu 3 ‰ tolerieren und zeigt in der Cienaga eine größere Salinitätstoleranz als in anderen ästuarinen Gebieten, etwa in Florida; diese Art überlebte sogar Salinitäten bis zu 40 ‰.

Von der Languste Panulirus argus wurden nur die Juvenilen bis zu etwa 60 mm Länge angetroffen. TABB und MANNING (1961) beobachteten diese kommerziell wichtige Art in Florida in einem Bereich von 32 bis 35 ‰. In der Cienaga waren die juvenilen Formen dagegen schon bei Salinitäten ab 14 ‰ zu finden. Die jungen Langusten wandern nur während der Trockenzeit in die Cienaga ein. Sie suchen hier Schutz vor ihren im Meer lebenden Feinden und finden ausreichende Nahrung. Bisher wurde die Präsenz von P. argus bei Salinitäten um 14 ‰ nicht für möglich gehalten. Die Tiere tolerieren wahrscheinlich diese für sie keineswegs optimale Salinität, um den Schutz an Austernbänken und Mangrovewurzeln mit gleichzeitig großem Nahrungsangebot kombinieren zu können.

Ebenfalls als Begleitfauna von Crassostrea virginica tritt der Anomure Petrolisthes armatus in den tropischen und subtropischen ästuarinen Gebieten auf. HEDGPETH (1967) fand diese Art in der Laguna Madre de Mexiko in einem Salinitätsbereich von 5,3 bis 35,7 ‰, PEARSE und WHARTON (1938) in Florida in nur 0,05 ‰. TABB und MANNING (1961) beschrieben P. armatus als typisch für einen Salinitätsbereich von 12 bis 44 ‰ in Florida, DRAGOVICH und KELLY (1964) erwähnten nur den Wert 33 ‰. In der Cienaga lebt diese Art ebenfalls als Begleitform von C. rhizophorae in einem größeren Salini-

tätsbereich, entwickelt aber erst oberhalb von 20 ‰ starke Populationen. Für den Einsiedlerkrebs Clibanarius vittatus zitierte HOESE (1960) einen Bereich von 0,5 bis 45,3 ‰ Salzgehalt als erträglich. In Laboruntersuchungen durch WELLS (1961) konnte C. vittatus bei Wassertemperaturen zwischen 26 und 26,5°C Salinitäten unterhalb von 5 ‰ nicht überleben. In der Cienaga waren während der eigenen Untersuchungen keine C. vittatus unterhalb von 6 ‰ anzutreffen. Diese Beobachtungen entsprechen etwa den Ergebnissen von WELLS im Labor.

Die Untersuchungen über die Ökologie des Schwimmkrebses Callinectes wurden in den ästuarinen Lagunen des Golfs von Mexiko und in Florida intensiviert. In Florida wurde C. sapidus nach Untersuchungen von HOESE (1960), TABB und MANNING (1961) sowie DRAGOVICH und KELLY (1964) in einem Salinitätsbereich von 0 bis 40,5 ‰ gefunden. HEDGPETH (1967) nannte einen noch weiteren Toleranzbereich von 0 bis 60 ‰, wobei der 0-Wert als reines Laborergebnis anzusehen ist. In eigenen Untersuchungen stellte sich heraus, daß C. sapidus in der Cienaga im Jahresverlauf von den jeweils herrschenden Salinitäten unbeeinflußt bleibt. Häufiger als C. sapidus kommt in der Cienaga C. danae vor. HOESE (1960) ermittelte für C. danae einen Toleranzbereich von 4,7 bis 45,3 ‰ Salzgehalt im Mesquite Bay in Texas und HEDGPETH (1967) von 15 bis 60 ‰ in der Laguna Madre. In der Cienaga wurde diese Art nur zwischen 6,8 und 40 ‰ angetroffen. Diese für die Cienaga oberste Salinitätsgrenze bedeutet allerdings nicht, daß die Gattung Callinectes nicht auch höhere Salinitäten überlebt. Im Gegensatz zu anderen tropischen Mangrovelagunen stieg der Salzgehalt in der Cienaga bisher nicht über 40 ‰. Die Gattung Callinectes ist im ganzen Untersuchungsgebiet verteilt, jedoch ist die geographische Verbreitung der beiden Geschlechter und der verschiedenen Entwicklungsstadien abgrenzbar. Die männlichen Tiere sind vorwiegend in der Südcienaga zu beobachten, die juvenilen und weiblichen Tiere hauptsächlich im Mündungsbereich der Cienaga

im Bereich höherer Salinität. Die Befruchtung erfolgt normalerweise in der Südcienaga bei niedriger Salinität; zur Eiablage suchen die weiblichen Tiere jedoch ausschließlich Gebiete mit hoher Salinität auf. Die Embryonen entwickeln sich bis zum Zoea I-Stadium am Muttertier im Abdomen. Die Wanderungen von C. sapidus im Golf von Mexiko wurden von FIEDLER (1930), TRUITT (1937), CARGO (1958) und DARNELL (1959) beschrieben. Aus ihren Untersuchungen geht übereinstimmend hervor, daß diese Wanderungen der weiblichen Tiere mit der Reife- und Fortpflanzungsperiode in Zusammenhang stehen. Eine Salinität von 20 ‰ wurde als optimal nach SANDOZ und ROGERS (1944) für die Larven genannt. Im Jahre 1978 waren die Zoea-Larven über das ganze Untersuchungsgebiet verteilt, dabei wurden die größten Populationen im Nordwesten gefunden. Während der Regenzeit kamen allerdings keine Larven an den Flußmündungen vor. Im Jahre 1978 reduzierten sich die Wandervorgänge von Callinectes als Folge der anhaltend hohen Salinität. Die weiblichen Tiere blieben sogar während der Reproduktionsperiode im Süden der Lagune. Hieraus wird die Abhängigkeit dieser Wanderungen von den vorherrschenden Salinitätsverhältnissen deutlich. In der Cienaga wurden jedoch Larven im Plankton bei 10 ‰ beobachtet, also weit unter der allgemein anerkannten untersten Salinitätsgrenze von 20 ‰ (SANDOZ und ROGERS, 1944).

Der als Austernräuber in der karibischen See bekannte Krebs Panopeus herbstii kam nach den Untersuchungen von DRAGOVICH und KELLY (1964) in Florida bei Salinitäten zwischen 22,2 und 24,7 ‰ vor. In Laboruntersuchungen fand WELLS (1961), daß bei Wassertemperaturen zwischen 24 und 27,5°C von dieser Art Salinitätsreduzierungen bis 3 ‰ toleriert werden. In der Natur tritt P. herbstii erst ab 10 ‰ auf. In eigenen Laboruntersuchungen wurde für sie eine Salinität von 5 ‰ als Letalgrenze festgestellt. Diese im Labor ermittelte unterste Grenze liegt allerdings weit unter der im Freiland beobachteten. So müssen andere ökologische Faktoren die Toleranz der Tiere beeinflussen.

Die semiterrestrischen Krebse leben in der Cienaga in engster Beziehung zum Wasser und verlassen die Mangrovegebiete nicht. Die Uca-Arten sind ausschließlich auf trockenem Boden aktiv, können aber nach VERWEY (1930) nur maximal 9 bis 10 Stunden ohne Kontakt zum Wasser leben. Deshalb graben die Uca im Uferbereich Höhlen, wo gleichzeitig die Salinität sich langsamer als in den exponierten Bereichen ändert. Die Salinitätsverhältnisse spielen offensichtlich für die Uca in der Cienaga eine untergeordnete Rolle. Im Übergangsbereich zum Eulitoral leben Grapsus grapsus und Pachygrapsus transversus. Beide Arten bevorzugen deutlich Gebiete mit stärkerem Seewassereinfluß. Für die semiterrestrischen Krebse, die sich sowohl an See- als auch an Süßwasser adaptieren können, wurden die Kiemen, die Pericardialsäcke und der Vorderdarm als Organe der Wasseraufnahme beschrieben. GREEN (1959) bezeichnete für Uca die Kiemen und den Darm als Organe der Salzaufnahme.

Die terrestrischen Formen leben nach Beendigung des larvalen Stadiums überwiegend ausserhalb des Wassers. Nach GIFFORD (1963) kann Cardisoma guanhumi nicht länger als zwei Tage trocken überleben. Ferner ermittelte QUINN (1966), daß diese Art in Süß- und Meerwasser ohne Beeinträchtigung des Körpergewichtes und des Sauerstoffverbrauchs leben kann. Während der eigenen Untersuchungen überlebte dieser Krebs mehrere Monate bei reinem Süßwasserangebot. Die Salinität ist hier also offensichtlich kein limitierender Faktor für das Vorkommen der Adulten. In Laboruntersuchungen von BLISS (1966) zeigte Gecarcinus lateralis keinerlei negative Auswirkungen nach Verminderung des Körpergewichtes um 20 % infolge von experimentell herbeigeführten Durstperioden. So kann diese Art unter Verzicht auf Wasseraufnahme einige Kilometer landeinwärts wandern. MANTEL (1968) wies den Darm als Hauptorgan der Salz- und Wasseraufnahme für die terrestrischen Brachyuren nach. Für diese Ansicht spricht auch, daß durch die Kiemen und Pericardialsäcke auf dem Land keine Möglichkeit zur Wasseraufnahme besteht. Alle terrestrischen und semiterrestrischen

Krebse sind im allgemeinen als euryhalin anzusehen. Das larvale Stadium verbringen sie im Meer oder in Brackwassergebieten. Die Salinitätstoleranz der Larven bestimmt weitgehend die räumliche Verteilung der Adulten. Die Entwicklung der Larven im Meer oder im Brackwasser schließt eine noch größere Verbreitung der Tiere ins Landesinnere aus.

Während des Jahres 1978 wurden insgesamt 97 Makroinvertebraten in der Cienaga gefunden. Hingegen wurde in der zweiten Untersuchungsperiode von August 1980 bis Juli 1981 nur 38 Invertebratenarten angetroffen. Also erfolgte eine Reduzierung der Artenzahl um 59 Arten. Alle in der zweiten Untersuchungsperiode angetroffenen Arten waren schon aus der ersten Periode bekannt. Der Rückgang der Artenzahl ist hauptsächlich auf die im Jahresverlauf extrem variierende Salinitätsentwicklung zurückzuführen. Im Jahre 1978 herrschte eine hohe Salinität vor. Sie erreichte kurzfristig Werte bis zu etwa 40 ‰ und blieb meistens oberhalb von 10 ‰ Salzgehalt. Dagegen lagen die Salinitätswerte in der zweiten Untersuchungsperiode fast immer im Bereich von 1,6 bis 25 ‰. Fast alle nur im Jahre 1978 vorkommenden Arten sind als stenohalin-marin anzusehen und nur wenige als euryhalin-marin. Es ist daher wahrscheinlich, daß die kurze Dauer der hohen Salinität die Aktiv-Wanderungen der Adulten oder die Weiterentwicklung der aus dem Meer verdrifteten Larven verhinderte. Auch in der Literatur finden sich einige Hinweise hierfür, daß die ästuarinen Ökosysteme mit niedriger Salinität eine geringere Artenzahl als die mit höherer Salinität aufweisen (GUNTER, 1945, 1950; DAY et al, 1952; COPELAND et al, 1970 und u.a. TENORE, 1972).

Die am häufigsten vorkommenden Invertebraten der Cienaga zeigen große Populationsschwankungen. Eine Ausnahme bildet der Polychät Neanthes succinea. Die bedeutensten jahreszeitlichen Populationsschwankungen weisen der Polychät Hydroides sp. und die Muschel Mytilopsis sallei auf. Während die erstgenannte Art eine euryhalin-marine Form ist und die größte Populationsdichte bei höheren Salinitäten entwickelt, bildet die euryhaline Art M. sallei bei niedriger Salinität die größten Po-

pulationen. Das Verhalten der Invertebratenfauna in der Cienaga ist eine Reaktion auf die komplexe Wirkung aller biotischen und abiotischen Faktoren. Aber die Salinität spielt durch ihre oftmals geradezu lebensfeindlichen Schwankungen besonders für die stenohalim-marinen und euryhalin-marinen Formen, die den größten Teil der Fauna bilden, die entscheidende Rolle. Die vorherrschende hohe Salinität ermöglicht die Präsenz stenohaliner Formen in der Lagune. Sie beeinflusst auch die Schwankungen der Populationsdichte und die Fortpflanzungsperioden der euryhalinen Formen. Nur zwei Arten, die Krebse Eurypanopeus dissimilis und Glyptoplax sp. tolerieren während ihrer Fortpflanzung große Salinitätsschwankungen. Allerdings ist der Anteil der eiertragenden Weibchen bei Salinitäten von 7 bis 15 ‰ deutlich größer. Die meisten Makroinvertebraten in der Cienaga vermehren sich bei Salinitäten unterhalb von 15 ‰ nicht. Dies schließt jedoch ein erneutes Auftreten dieser Arten in der Lagune nicht aus. Nur wenige Arten sind während der Regenzeit häufiger als in der Trockenzeit anzutreffen wie der Hydroidpolyp Calytospadix cerulea, die Aktinie Aiptasia tagetes, der Polychät Meiothoe succinea, die Muschel Mytilopsis sallei und die Krebse Eurypanopeus dissimilis und Glyptoplax sp. Diese Arten vertraten, mit Crassostrea rhizophorae als Leitform sowie auch die Gattungen Penaeus und Callinectes, den größten Teil der Fauna in der Cienaga während der Regenzeit 1981, als die Salinität unter 10 ‰ blieb. Sie alle, mit Ausnahme von M. sallei, sind auch während der Trockenzeit bei Werten oberhalb von 30 ‰ in der Lagune zu finden. Von Bedeutung für die Wiederbesiedlung sind auch jene geographischen Zonen, in denen die Adulten die ungünstigen Perioden überdauern. Dieser Bereich liegt für die stenohalinen und einigen euryhalin-marinen Arten in der Karibik, für die größte Anzahl der euryhalinen Arten im engeren Mündungsbereich der Cienaga ins Meer. Dagegen liegt das Rückzugsgebiet während der Trockenzeit für diese euryhalinen Formen, wie M. sallei, in der Südcienaga.

3. Populationsdynamik

Die Cienaga ist durch eine niedrige Diversität, eine hohe Populationsdichte und eine Konzentrierung des Makrobenthos im Mündungsbereich gekennzeichnet. Diese drei die Cienaga charakterisierenden Fakten sind hauptsächlich durch die Salinitätsverhältnisse und das geringe Angebot an Hartsubstrat bestimmt. Außerdem werden die Populationsschwankungen und die Verteilung der Fauna von der Verdriftung der Larven und ihrem Festsetzungsvermögen beeinflusst. Quantitative Angaben über die ästuarine Fauna der Mangrovelagunen Südamerikas sind bisher nicht bekannt. Dagegen wurden die ästuarinen Ökosysteme des Golfs von Mexiko und Nordamerika u.a. von SANDERS (1960), YOUNG (1970), O'CONNOR (1972) TENORE (1972) und WATLING (1972) untersucht. Dabei wurde hauptsächlich der Einfluß der Sedimentation auf die Fauna berücksichtigt.

Im Laufe der vorliegenden quantitativen Untersuchungen wurden 31 Makroinvertebraten gefunden und bearbeitet. Die auf den Tab. 2 dargestellten quantitativen Ergebnisse zeigen eine größere Artenzahl im nord- und nordwestlichen Bereich (Untersuchungsstellen 1 und 4) als in der süd- und südöstlichen Cienaga (Stationen 2 und 3). Die Populationsdichte der einzelnen Arten stieg dagegen in südlicher Richtung an. So siedelte M. sallei massenhaft während der ganzen Untersuchungsperiode und verursachte in Verbindung mit den niedrigen Salinitätswerten die geringere Diversität im Südteil der Cienaga. Während die Diversität also in südlicher Richtung sinkt, steigt der Dominanzindex. Bei absinkender Salinität wies auch die Untersuchungsstelle 1 eine starke Reduzierung der Diversitätswerte auf. Während dort die Werte zwischen 3,3 und 2,06 schwankten, variierten die Diversitätsindices von 0,24 bis 0,57 an Station 3. Diese Schwankungsbreite ist mit Sicherheit auf das Abwandern oder Absterben der aus dem Meer eindringenden Arten zurückzuführen. Diese Formen erreichen in der Regel nicht den Südteil der Lagune, obwohl dort günstige Substratstrukturen in Form von Austernbänken zur Verfügung stehen. Hier wird die limitierende Rolle der Salinität für

die Verbreitung der Benthalfauna innerhalb der Lagune besonders deutlich. Im Vergleich zwischen den Untersuchungs-orten 1 und 4, die eine ähnliche Substratstruktur und hohe Salinität aufwiesen, zeigte sich auch eine unterschiedliche Entwicklung der Diversität. An letztgenannter Untersuchungs-stelle lagen die Werte nicht nur niedriger, sondern schwankten nur von 2,1 bis 1,7. Eine Erklärung läßt sich in der Präsenz der stenohalin-marinen Formen während der Trockenzeit ausschließlich an Station 1 finden. Die etwas niedrigeren Salinitäten an Untersuchungsstelle 4 schließen das Eindringen dieser Arten dorthin aus. So bestehen die Biozönosen an den Stationen 2,3 und 4 fast nur aus euryhalinen und euryhalin-marinen Formen. Dagegen stellen die stenohalin-marinen Arten einen bedeutenden Faktor für die Entwicklung der Diversität an der Untersuchungsstelle 1 dar.

Die Substratstruktur der Untersuchungsstellen 1, 3 und 4 wird weitgehend von Austernbänken gebildet, an Station 2 dominiert ein Schlamm-Schill-Gemisch. Dort erfolgte im März 1981 eine massenhafte Festsetzung von M. sallei. Alle als Begleitfauna von C. rhizophorae anzusehenden euryhalinen Formen sind auch in den besonders von M. sallei besiedelten Bereichen zu finden. Die Schwankungen der Populationsdichte sind im Nordbereich (Stationen 1 und 4) ebenfalls niedriger als im Süden (Stationen 2 und 3). Als entscheidend beeinflussender Faktor hierfür kann nicht nur die Salinität, sondern auch die Reifeperiode der Invertebraten gelten. Eine Steigerung des Dominanzindex erfolgte im Nordbereich erst im Mai. Hingegen blieb dieser Index im Südbereich an den Stationen 2 und 3 ständig hoch. Als Ursache hierfür muß das Anwachsen der Individuenzahl der euryhalinen Arten während der Regenzeit angesehen werden.

Der Ähnlichkeitsindex unter den Biozönosen der verschiedenen Untersuchungsorte erhöht sich bei sinkender Salinität. Die niedrigsten Werte wurden während der Trockenmonate von Februar bis März ermittelt, die höchsten in der Regenzeit im Juli. Eine Erklärung hierfür ist in der gleichmäßig niedrigen

Salinität in der Cienaga zu sehen und der dadurch bedingten Präsenz ausschließlich euryhaliner Arten.

4. Reife- und Fortpflanzungsperiode

Für die Makroinvertebraten der Mangrovelagunen Südamerikas liegen bisher kaum Informationen über die Dauer der Larvalentwicklung und Reifeperiode vor. In der Cienaga konnten hinsichtlich der Reifeperioden der Benthalfauna nur wenige Übereinstimmungen mit anderen ästuarinen Gebieten wie denen von Florida und dem Golf von Mexiko festgestellt werden.

WEDLER (1973) beobachtete bei dem Hydroidpolyp Calyptospadix cerula im Zeitraum Juni bis September 1971 bei einem mittleren Salzgehalt und leicht abfallender Temperatur Gonophorenbildung. Dabei endet die Fortpflanzungsperiode dieser Art bei steigender Salinität allmählich. Nach KINNE (1956) entwickelt C. cerula im Nordostseekanal während des Sommers Gonophoren. In eigenen Untersuchungen wurden Gonophoren zu unterschiedlichen Zeitpunkten während der einzelnen Untersuchungsperioden registriert. Es lagen aber immer Salinitäten von 17 bis 22 ‰ vor. Die Salinität bestimmt also Zeitpunkt und Dauer der Reifeperiode dieser Art. Auch für die Reproduktionsperiode von Obelia dichotoma und O. tottoni spielen die vorherrschenden Salinitätsverhältnisse wiederum eine bedeutende Rolle. Diese Arten bilden erst bei Salinitäten oberhalb von 30 ‰ Gonophoren. Im Jahre 1971 wurde von WEDLER (1973) keine Gonophorenbildung für die beiden Obelia-Arten beobachtet. Dies kann auf die während des größten Teiles des Jahres unterhalb von 30 ‰ herrschenden Salinität zurückgeführt werden. Die jahreszeitliche Entwicklung der Wassertemperatur läßt dagegen keinen unmittelbaren Zusammenhang mit dem Auftreten der Reifeperiode erkennen.

Die meisten als stenohalin-marin bezeichneten Mollusken pflanzen sich im Meer fort. Die Larven werden bei der in der Cienaga anhaltenden hohen Salinität dorthin verdriftet. Das Verfrachten der Larven und deren Weiterentwicklung hängt von

den hydrographischen Bedingungen, insbesondere den Strömungs- und Salinitätsverhältnissen und auch der Substratstruktur ab. Nur wenige Arten sind imstande, aktiv aus dem Meer einzuwandern. Sechs Molluskenarten können sich in der Cienaga vermehren. Diese Arten sind als euryhalin-marin oder als euryhalin anzusehen. Die Reproduktion erfolgt bei den euryhalin-marinen Formen wie den Schnecken Thais haemastoma floridiana und Melongena melongena sowie die Muschel Brachiodontes exustus ausschließlich während der Trockenzeit. In Laboruntersuchungen von WELLS (1961) überlebten die Larven von T. haemastoma floridiana bei Temperaturen zwischen 25 und 27,5°C nur bei Salinitäten oberhalb von 9 ‰. VON COSEL (1978) fand im Jahre 1973 Eiablagen dieser Art bei Salinitäten oberhalb von 25 ‰, stellte aber dann keine Entwicklung bis zum Juvenilenstadium fest. Dagegen wurden 1978 nicht nur Eier sondern auch frühe juvenile Formen dieser Art angetroffen, jedoch stets bei Salinitäten oberhalb von 30 ‰. Diese Werte liegen weit über denen von WELLS (1961) als Letalgrenze bezeichneten 9 ‰ Salzgehalt. Dabei ist zu berücksichtigen, daß die Lebensbedingungen in der Regel im Labor anders als im Freiland sind. Somit bleibt die große Differenz zwischen den Laboruntersuchungen von WELLS und den eigenen Freilandbeobachtungen vorerst unerklärbar. Auch bei M. melongena wurde die Eiablage nur bei Salinitäten oberhalb von 30 ‰ registriert. Für die Eiablage dieser beiden Schnecken ist eine hohe Salinität unbedingte Voraussetzung.

Die euryhalin-marine Schnecke Thais trinitatensis, sowie die euryhalinen Muscheln Crassostrea rhizophorae und Mytilopsis sallei durchlaufen mindestens zwei Fortpflanzungsperioden in Laufe eines Jahres. Die Eier von T. trinitatensis wurden zu unterschiedlichen Zeitpunkten beobachtet, jedoch niemals bei Salinitäten unterhalb von 14 ‰. VON COSEL fand während seiner Untersuchungen Eier dieser Art ausschließlich bei Werten oberhalb von 20 ‰. Der Einfluß der Salinität auf die Entwicklung und Festsetzung der Larven der im Golf von

Mexiko und in Florida anzutreffenden Auster Crassostrea virginica ist bereits untersucht worden. So bezeichnete LOOSANOFF (1965) 15 ‰ als optimale Salinität für die Larven von C. virginica. GARCIA (1974) ermittelte 23 ‰ als bestmögliche Salinität für die Ansiedlung der Larven. Über die Biologie der in der Cienaga lebenden Auster C. rhizophorae liegen nur wenige Arbeiten vor. In der von MATTOX (1949) untersuchten Lagune in Puerto Rico registrierte er ganzjährig Ansiedlungen von Larven. Weiterhin wiesen CARBAJAL (1964) in Venezuela und BACON (1970) in Trinidad darauf hin, daß die Larven vorwiegend während der Trockenzeit siedeln. In allen diesen Arbeiten wurden allerdings keine konkreten Angaben über die Salinitätsbedingungen gemacht. In der Cienaga liegen nach VON COSEL (1978) die Hauptreproduktionsperioden von C. rhizophorae von Ende Februar bis Anfang Mai und Anfang August bis Ende September. Dagegen behauptete PEREZ (1977), daß die Hauptreproduktionsperiode von September bis November 1976 bei fallender Salinität von 25 bis 17 ‰ und von Mai bis Juni 1977 von 33 bis 28 ‰ abläuft. Im Laufe der vorliegenden Untersuchungen wurden Larvenfestsetzungen das ganze Jahr über beobachtet. Allerdings erfolgten zahlreiche Ansiedlungen von dieser Art nur im Mai 1978 bei einer mittleren Salinität von 26,3 ‰. Es wird deutlich, daß C. rhizophorae in den verschiedenen ästuarinen Gebieten und während verschiedener Jahre sehr differierende Hauptreproduktionsperioden hat. Ein direkter Zusammenhang zwischen der Temperaturentwicklung im Jahresverlauf und der Fortpflanzungsperiode von C. rhizophorae ist nicht nachzuweisen. Dagegen unterliegen Reifeperiode und Festsetzen der Larven von C. virginica mit Sicherheit der Einwirkung von Temperatur und Salinität oder einem Zusammenwirken beider Faktoren. Das Siedlungsverhalten von C. rhizophorae in der Cienaga erfolgt überwiegend bei einer Salinität zwischen 17 und 33 ‰. Allerdings sind Larven im Plankton schon ab 10 ‰ Salzgehalt anzutreffen, aber zur Ansiedlung benötigen die Larven eine höhere Salinität. Bei der Larvenfestsetzung von M. sallei wurde dagegen ein Salinitätsbereich von etwa 7 bis 24 ‰

festgestellt. Die optimalen Werte scheinen aber bei 10 bis 14 ‰ zu liegen. M. sallei ist die einzige Art unter den Mollusken, die bei niedriger Salinität reproduktionsfähig ist.

Die Fortpflanzungsperiode von 13 in der Cienaga am häufigsten vorkommenden Decapodenarten wurde registriert. Die stenohalinen Formen können sich in der Cienaga nicht vermehren, da die hierfür günstigen Salinitätsverhältnisse während der Trockenmonate relativ kurz sind. Deshalb verlassen sie die Cienaga oder sterben ab. Eiertragende Weibchen der euryhalinen Formen Eurypanopeus dissimilis und Glyptoplax sp. wurden fast in der ganzen Untersuchungsperiode gefunden. Bei diesen Arten spielen die Salinitätsverhältnisse für die Reproduktion offensichtlich eine untergeordnete Rolle. Dagegen wird die Fortpflanzungsperiode der euryhalinen Arten der Gattung Callinectes durch die Salinitätsverhältnisse stark beeinflusst. Die Biologie der Reproduktion von C. sapidus wurde infolge seiner kommerziellen Bedeutung in den ästuarinen Gebieten von Nordamerika gründlich untersucht. Die Fortpflanzungszeiten dieser Art in der Cienaga stimmen nicht mit denen anderer ästuariner Gebiete überein. So fand DEEVEY (1960) Larven im Plankton von Delaware-Bay (USA) während der Monate Mai bis Oktober. Ebenfalls dort wies SANDIFER (1973) Larven von C. sapidus von Juni bis September nach. Weitere Beobachtungen liegen von PINSCHMIDT (1963), TAGATZ (1968) u.a. vor. In Laboruntersuchungen stellten COSTLOW und BOOKHOUT (1959) eine optimale Salinität zwischen 20 und 23 ‰ für das Wachstum der Larven von C. sapidus fest. In der Cienaga traten die eiertragenden Weibchen 1978 im Zeitraum Januar bis August und Dezember auf. Obwohl die Reproduktion während unterschiedlicher Jahreszeiten stattfand, lag die optimale Salinität nach allen Autoren übereinstimmend oberhalb von 20 ‰. In der Cienaga wurden eiertragende Tiere in einem Bereich von 8,4 bis 37,3 ‰ angetroffen. Allerdings zeigten die Zoea I-Stadien in Laboruntersuchungen bei Salinitäten unterhalb von 12 ‰ deutlich verlangsamte Bewegungen. In der Cienaga lag die Anzahl der weiblichen eiertragenden Tiere bei

Salinitäten unter 15 ‰ niedriger. Die geringere Salinitätstoleranz der Callinectes-Larven beschränkt die Reproduktionsmöglichkeiten auf bestimmte Zonen der Cienaga und Salinitätsbedingungen. Das gleiche gilt auch wahrscheinlich für die Garnele Alpheus heterochaelis, den Einsiedlerkrebs Clibanarius vittatus und die Krebse Pachygrapsus gracilis und Aratus pisonii.

Die Larven der euryhalin-marinen Krebse Panopeus herbstii, P. americanus und Menippe nodifrons benötigen eine Salinität oberhalb von 15 ‰ für eine vollständige Entwicklung. In Laboruntersuchungen fanden COSTLOW et al (1962) bei Wassertemperaturen von 30°C eine Salinität von 20 bis 31 ‰ als optimal für die Entwicklung der Larven von P. herbstii. Dabei wurden weibliche Tiere mit Eiern in einem Bereich von 12,5 bis 31 ‰ gefunden. SANDIFER (1973) beobachtete im New York-Estuary Larven im Plankton bei 1,76 bis 32,4 ‰. In der Cienaga wurden keine eiertragenden Tiere unterhalb von 14,1 ‰ angetroffen. In Laboruntersuchungen überlebte keine Zoea I einen Salzgehalt unterhalb von 10 ‰. Das Vorkommen von Larven dieser Art bei 1,76 ‰ scheint also fraglich. Die Larven der Gattungen Eurypanopeus und Panopeus ähneln sich morphologisch. Daher ist eine Falschdeterminierung nicht auszuschließen.

In der Regel erfolgt die Reproduktion in den subtropischen ästuarinen Ökosystemen während der Sommermonate. Dagegen ist in der Cienaga kein Zusammenhang zwischen der Temperaturentwicklung und dem Auftreten der Reifeperiode zu erkennen. Weiterhin ist bei der Einschätzung der Reproduktionsperioden der Makroinvertebraten die wechselnde Salinität zu berücksichtigen. Unter den in der Cienaga lebenden Invertebraten sind nur 23 Arten in der Lagune reproduktionsfähig. Mit Ausnahme der Muschel M. sallei und den Krebsen E. dissimilis und Glyptoplax sp. spielt sich die Reproduktion bei Salinitäten oberhalb von 10 ‰ ab.

5. Biotische Faktoren

Aus ökologischer Sicht stellen die ästuarinen Gebiete Zonen mit reduzierten Konkurrenzbedingungen dar. Sie dienen Organismen, die eine große ökologische Potenz gegenüber den abiotischen Faktoren wie Temperatur, Sauerstoffgehalt, Salinität usw. aufweisen, als Lebensraum. Die sessilen Formen, welche die größten Populationen in der Cienaga bilden, sind auf die im Wasser suspendierten Partikel als Nahrung angewiesen, die ständig in ausreichendem Maße vorhanden sind. Die Raumkonkurrenz kann dagegen groß sein. Besonders stark zum Tragen kommt sie zwischen der Auster C. rhizophorae und der Muschel M. sallei, welche zudem übereinstimmende Reifeperioden haben. Ihre Larven finden nur an Austernbänken und an Mangrovetwurzeln ein geeignetes Siedlungssubstrat. Das dadurch bedingte schichtenweise Siedeln der Larven führt zu einem langsameren Wachstum und einer Deformierung der Schalenformen.

Die Arten mit schnellerer Wachstumsrate wie der Hydroidpolyp Calyptospadix cerula und einige Algen überwachsen die an Mangrovetwurzeln lebenden Austern und Muscheln. Hierdurch beeinträchtigen sie nicht nur die Filtriervorgänge durch die fast vollständige Isolierung vom Wasserkörper, sondern auch die durch sie verstärkte Ablagerung der Sedimente. Die großen Populationen einiger Arten in der Eulitoralzone, wie M. sallei und Balanus amphitrite niveus resultieren aus deren Fähigkeit, durch die Gezeiten bedingte Trockenperioden zu überleben und damit gegenüber größerer Konkurrenz im tieferen Wurzelbereich und am Boden zu bestehen. Die Anhäufung der sessilen Arten an Mangrovetwurzeln und Austernbänken zieht eine große Anzahl anderer sessile Epibionten und vagiler Formen an. Dadurch ist die Verteilung des größten Teiles der Makroinvertebraten in der Cienaga auf die Bereiche mit Bänken von C. rhizophorae und M. sallei beschränkt. Die Zusammensetzung dieser Biozöosen variiert beträchtlich im Jahresverlauf, nur wenige Arten sind immer als Begleitfauna auf den Austernbänken zu finden. Einige juvenile Formen der euryhalinen Arten werden während der

Regenperiode auffallend häufig gefunden. Dies liegt einerseits an der herrschenden Salinität, andererseits am Fehlen von in der Trockenzeit vorhandenen Feinden. Nach WEDLER (1980) überleben unter normalen Bedingungen 50 bis 60 % der kommerziell wichtigen Auster C. rhizophorae; dieser Wert kann aber bei sehr niedriger Salinität unterhalb von 10 ‰ auch nur 10 bis 20 % betragen. Allerdings wird etwa 10 % dieser Sterblichkeit durch Feinde verursacht. Als Räuber an Crassostrea rhizophorae treten in der Cienaga die Schnecke Thais haemastoma floridiana, T. trinitatis und Melongena melongena, sowie die Krebse Callinectes sapidus, C. bocourti, C. danae, Panopeus herbstii, P. americanus und Menippe nodifrons auf. Die während der Trockenzeit anhaltende hohe Salinität oberhalb von 20 ‰ schädigt die Auster nicht direkt, allerdings wird das Eindringen der räuberischen Formen in die Lagune begünstigt. Die ökologischen und fischereiwirtschaftlichen Schäden an den Beständen von C. virginica und Perna perna durch die Schnecke T. haemastoma floridiana wurde von BURKENROAD (1931), BUTLER (1954), MENZEL und NICHY (1958) und UROSA (1972) beschrieben. Die in der Cienaga lebenden Raubschnecken bilden für die Austernpopulationen keine bedeutende Gefahr. Außerdem schließen die Salinitätsverhältnisse in der Cienaga die Bildung größerer Populationen von Raubschnecken aus. Ganz im Gegensatz dazu können die räuberischen Krebse die Austernpopulationen dezimieren. Als außerordentlich schädigend erweisen sich die Schwimmkrebse der Gattung Callinectes. Bei den anderen oben angeführten Krebsen spielt die Salinität wiederum eine limitierende Rolle, so daß diese Arten nur während der Trockenzeit für die Austern eine Gefahr darstellen. Besonders gefährdet durch die Krebse sind die juvenilen Austern bis zu 4 cm Größe auf Grund ihrer noch weichen Schalen, während die Schnecken keine Präferenz zeigen und auch die adulten Austern fressen können.

Große Beachtung in der Literatur fand der Polychät Polydora wegen seiner Bohrtätigkeit in C. virginica. Die Ökologie dieser Art wurde von LUNZ (1940, 1941), LOOSANOFF und ENGLE (1943),

OWEN (1957), HOPKINS (1958) und MACKIN und HOPKINS (1961) untersucht. In der Cienaga waren 100 % der Austern, sogar die juvenilen Formen von wenigen Millimetern, durch P. websteri befallen. Allerdings führt der Parasitismus von P. websteri nicht zum sofortigen Absterben der Auster. Die Porosität der Schalen nimmt aber durch die Vielzahl geschaffener Wohngänge zu und begünstigt dadurch den Angriff von räuberischen Krebsen.

6. Vergleich mit Untersuchungen anderer Autoren

In seinen Untersuchungen über die Molluskenfauna der Cienaga fand VON COSEL (1978) während der Periode September 1970 bis August 1972 und im Sept./Okt. 1973 insgesamt 57 Arten. Unter diesen Mollusken sind 33 als stenohalin-marin, 22 als euryhalin-marin oder euryhalin und 2 als limnisch anzusehen. Im Laufe der vorliegenden Untersuchungen wurden 40 Molluskenarten angetroffen. Dies bedeutet eine Verminderung der Artenzahl um 17 Arten. Alle euryhalin-marinen, euryhalinen und limnischen Arten waren schon in der Cienaga bekannt. Die 17 während der vorliegenden Untersuchungen nicht mehr gefundenen Formen gelten als stenohalin-marin oder als limnisch. Viele unter ihnen wurden durch VON COSEL nur einmal und als juvenile Einzel-exemplare im engsten Mündungsbereich der Cienaga angetroffen, wie z.B. die Muschel Noetia bisulcata, Nuculana sp., Semela proficula, Mulina cleryana und Periploma sp. sowie die Schnecken Triphora nigrocincta und Epitonium sp. Angesichts ihrer Seltenheit stellen diese Sollusken eine Gruppe dar, die innerhalb der in der Cienaga verbreiteten Biozöosen offensichtlich keine erkennbare Bedeutung hat. Wichtig hingegen ist das Vorkommen sowohl der euryhalin-marinen als auch der euryhalinen Formen in den zwei Untersuchungsformen. Dies weist auf eine gewisse Stabilität der Lebensgemeinschaften in der Lagune hin. Das Eindringen der stenohalin-marinen Formen ist eine direkte Reaktion auf die jahreszeitliche Entwicklung der Salinität. Diese Arten bleiben allerdings während sehr kurzer Perioden in der Cienaga und entwickeln daher in der Regel nur sehr kleine Populationen. Auffallend

ist, daß während des Jahres 1978, in dem die Salinität außergewöhnlich hohe Werte erreichte, diese Formen nicht beobachtet werden konnten. Eigentlich hätten unter diesen Salinitätsbedingungen weit mehr Arten aus dem Meer in die Lagune eindringen müssen. Der hohe Trübstoffgehalt und das überwiegend schlammige Substrat sind mit Sicherheit auch limitierende Faktoren für das Eindringen vieler Organismen aus dem Meer.

Die ökologische Situation der Cienaga ist mit anderen ästuarinen Ökosystemen Südamerikas nur schwer zu vergleichen, da bisher kaum wissenschaftliche Untersuchungen vorliegen. Lediglich die mit einer Oberfläche von 26 km² auf der Isla de Margarita (Venezuela) gelegene Laguna de Restinga ist von Mangroven umgeben und steht durch einen Kanal von etwa 150 bis 200 m Länge mit der karibischen See in Verbindung. Offensichtlich fehlen bei dieser Lagune auch die für die Cienaga so entscheidenden Süßwasserzuflüsse. Die Salinität wechselt hier von 37 ‰ im Mündungsbereich bis 60 ‰ im inneren Bereich (PINEDA, 1978). Die Invertebratenfauna besteht dort hauptsächlich aus wenigen marinen Formen, die Salinitäten bis zu 60 ‰ tolerieren können. Dies trifft auch auf die in der Cienaga vorkommenden Juvenilen der Gattung Penaeus zu.

Das 14344 km² große System des Lago de Maracaibo (Venezuela) besteht aus drei verschiedenen Wasserkörpern, die in enger Verbindung miteinander stehen. Die größte Wassertiefe beträgt 43 m. Dieses Haff besteht mit dem Meer permanent durch einen Kanal von 6 km Breite in Verbindung. Die Salinität liegt im größten Teil des Sees unterhalb von 2 ‰. Die eigentlichen ästuarinen Bereiche sind die Straße von Maracaibo und die Halbinsel von Tablazo, die sich in Bezug auf Tiefe und Bodenstruktur von der Cienaga unterscheiden. Die Salinitätswerte variieren im Jahresverlauf zwischen 2 und 10 ‰ (RODRIGUEZ, 1973). Der größte Teil der Fauna besteht aus oligohalinen Formen. Insgesamt treten dort 6 Arten auf, die auch in der Cienaga zu finden sind.

Die Laguna de Terminos im Süden des Golfs von Mexiko besteht aus einer flachen Bucht, der eine Insel vorgelagert ist. Die Entfernung zwischen Insel und Festland beträgt 4 km, so daß ein wesentlich intensiverer Wasseraustausch als in der Cienaga stattfindet. Der Boden der Lagune besteht hauptsächlich aus mit Thalassia-Gras bewachsenem Schlamm-Sand. Mangrovebestände bilden die Uferlandschaft. Austerbänke sind nur an den Flußmündungen anzutreffen. Die Salinität schwankt zwischen 16 und 30 ‰. So besteht die benthische Fauna überwiegend aus stenohalin-marinen und euryhalin-marinen Formen (GARCIA-CUBAS, 1963 und YANEZ, 1963). In anderen Brackwassergebieten an der Nordküste des Golfs von Mexiko ist neben dem jahreszeitlichen Salinitätswechsel die Entwicklung der Temperatur ein sehr wichtiger Faktor.

Entlang der brasilianischen Küste münden in einer Länge von 300 km in den Bundesstaaten von Pernambuco und Paraíba zahlreiche Flüsse ein, die allerdings keine Lagunen bilden. Die Küste ist jedoch von Mangrovebeständen gesäumt, an deren Wurzeln 31 auch in der Cienaga vorkommende Makroinvertebraten gefunden werden konnten (ALBES COELHO et al, 1970).

Es ist viel diskutiert worden, ob sich die hydrographischen Verhältnisse in der Cienaga nach dem Bau der Straße zwischen Santa Marta und Baranquilla verändert haben. Durch den dazu notwendigen Dammbau wurden mehrere Verbindungen zwischen Lagune und Meer blockiert. Inwieweit die biologischen Vorgänge, wie das Eindringen der Larven und Juvenilen von Fischen und Invertebraten, in die Cienaga beeinträchtigt worden sind, läßt sich heute leider nicht mehr überprüfen, da keine entsprechenden Untersuchungen vor Beginn des Straßenbaues vorliegen. Das schnelle und großflächige Absterben der Mangrovebestände auf der Isla de Salamanca ist wahrscheinlich eine direkte Folge der Unterbrechung der Verbindung zwischen der Cienaga und dem Meer durch den Straßenbau und der dadurch bedingten Versalzung des Bodens in den Mangrovegebieten. Eine

sehr wichtige Aufgabe wäre es daher, die genauen Ursachen des verheerenden Absterbens offen zu legen und die möglichen Konsequenzen für die Ökosysteme der Cienaga zu erkennen und zu diskutieren.

E. Zusammenfassung

Es werden differenzierte synökologische Untersuchungen bei der Invertebratenfauna in einer ästuarinen Lagune der karibischen See durchgeführt. Dabei werden die räumliche und zeitliche Verteilung der Fauna, Abundanz und Diversität sowie Reife- und Fortpflanzungsperiode in Zusammenhang mit den abiotischen Faktoren untersucht. Experimentell werden die Auswirkungen der Salinitätsverhältnisse auf die Invertebraten geprüft.

1.- Die ästuarinen Ökosysteme des karibischen Bereiches waren bisher kaum erforscht. Von früheren Autoren wurden hauptsächlich allgemeine Aussagen über die Zusammensetzung der Tierwelt in den Ästuaren vorgestellt. Aus der Cienaga Grande liegen Literaturangaben nur von den Mollusken und Hydroiden vor. In der vorliegenden Untersuchung werden 97 Invertebraten für die Cienaga nachgewiesen.

2.- Die entscheidenden abiotischen Faktoren für Vorkommen und Verbreitung der Fauna wie Strömung-, Temperatur- und Salinitätsverhältnisse wurden während beider Untersuchungsperioden ermittelt. Ihre jahreszeitliche Schwankungen werden dargestellt.

3.- Für die qualitative Untersuchung der Fauna wird eine Dredge über den Boden geschleppt, dadurch werden die Invertebraten im gesamten Gebiet auf unterschiedliche Bodenstrukturen untersucht. Für die quantitativen Untersuchungen werden Stichproben durchgeführt.

4.- Der Boden der Cienaga Grande besteht vorwiegend aus Schlamm. Hartsubstrate finden sich in Form von Austernbänken, Mangrovewurzeln und auch im engeren Mündungsbereich der Lagune ins Meer Steindämme.

5.- Die Salinität stellt mit ihrem erheblichen zeitlichen und räumlichen Wechsel zusammen mit der unterschiedlichen Bodenstruktur, die für die Tierwelt wichtigsten abiotischen Faktoren in der Cienaga dar.

6.- In der Cienaga Grande sind Vertreter aus fünf Tierstämmen anzutreffen, nämlich Cnidaria, Polychaeta, Molluska, Crustacea

und Bryozoa. Unter ihnen bilden die Mollusken und Crustaceen die größten Populationen.

7.- Der größte Teil der in der Cienaga vorkommenden Makroinvertebraten lebt in Bereichen mit hartem Bodensubstrat. Diese sind als Bewohner der Mangrovetwurzeln oder als Begleitfauna der Auster Crassostrea rhizophorae anzusehen. Die meisten Invertebraten werden in der Nord- und Zentralcienaga gefunden.

8.- Die Zusammensetzung der Biozönosen variiert beträchtlich im Jahresverlauf. Nur wenige Arten sind immer unabhängig von den jahreszeitlichen Bedingungen anzutreffen. Diese spezialisierten Formen sind als euryhalin anzusehen. Der größte Anteil der Invertebraten tritt in der Lagune nur temporär auf und wird als euryhalin- oder stenohalin-marin bezeichnet.

9.- Die Cienaga ist durch eine niedrige Diversität, eine hohe Populationsdichte und eine Konzentrierung des Makrobenthos im Mündungsbereich gekennzeichnet. Dies wird auf die niedrige Heterogenität des Habitats und auf die Salinitätsverhältnisse zurückgeführt.

10.- Fast alle Invertebratenarten weisen in ihrer Populationsdichte saisonale Schwankungen auf. Die stenohalinen Formen treten in der Lagune nur bei hoher Salinität auf und entwickeln in der Regel kleine Populationen. Die Diversität nimmt in südlicher Richtung und bei fallender Salinität ab, parallel dazu steigen Dominanz und Ähnlichkeitsindex. Es besteht also eine positive Korrelation zwischen dem Diversitätsindex und den Salinitätsverhältnissen.

11.- Die meisten stenohalin- und euryhalin-marinen Invertebraten pflanzen sich im Meer fort. Ihre Larven werden in der Cienaga bei anhaltend hoher Salinität dorthin verdriftet. Nur 23 Invertebraten vermehren sich in der Lagune. In der Regel spielt sich die Reproduktion bei Salinitäten oberhalb von 10 ‰ ab.

12.- Die sessilen Formen bilden die größten Populationen in der Cienaga. Dabei kann die Raumkonkurrenz bei einigen Arten, die gleichzeitig Reproduktionsperioden aufweisen, groß sein. Die Anhäufung der sessilen Arten an Mangrovwurzeln und Austernbänken zieht eine große Anzahl anderer Formen, die hier Versteckplätze finden, an.

F. Literaturverzeichnis

- ABBOTT, R.T. (1954): American Seashells.-D. van Nostrand Co. Inc., Princenton, New Jersey, 541 pp.
- ABELE, L.G. (1972): Comparative habitat diversity and faunal relationships between Pacific and caribbean Panamanian Decapod Crustacea: A preliminary report with some remarks on the crustacean fauna of Panamá.-Bull. Biol. Soc. Wash., 2, 125-138.
- ALVES - COELHO, P., KOENING, M.L. and RAMOS, M. (1970): A macro-fauna bentica dos estuários de Pernambuco e da Paraíba.- Act. IV Congr. Latin. Zool., 2, 497-528.
- AMARAL, A.C.Z. and NONATO, E.F. (1976): Algunos anélidos poliquetos encontrados en bloques de sustrato artificial en el Golfo de Cariaco, Cumana.- Uni.de Oriente, Bol. Inst. Oceanogr., 14(2), 57-71.
- AVILA, G. (1972): Variaciones de grupos plantónicos presentes en la Ciénaga Grande de Santa Marta (junio 1971- mayo 1972).- In: Inderena-Div. Pesquera 1978, 12(5), 17 pp.
- AVILA, G. (1973): Variación y frecuencia de algunas especies de Rotíferos provenientes de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Columbia).- Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient., 7, 15-29.
- BACON, P.R. (1970): Studies on the biology and cultivation of the mangrove oyster in Trinidad with notes on other shellfish resources.- Trop. Sci., 12(4), 265-278.
- BARNES, R.S.K. (1980): Coastal lagoons. The natural history of a neglected habitat.- Cambridge University Press., 101 pp.
- BLISS, D.H. (1966): Water balance in the land-crab Gecarcinus lateralis during the intermolt cycle.-Am. Zool., 6, 197-212.
- BONILLA, R.J. und OKUDA, T. (1971): Condiciones hidrográficas del agua y características químicas de los sedimentos de la laguna de Maritas (Margarita).- Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente., 10(17), 81-91.

- BOUSFIELD, E.L. (1955): Some physical features of the Miramichi estuary.- J. Fisheries Res. Board Can., 12, 342-361.
- BOWDEN, K.F. (1967): Circulation and Diffusion.-In: G.H. LAUFF (Ed.): Estuaries. 83, 15-36, Am. Ass. Adv. Sci., Washington.
- BREUER, J.P. (1962): An Ecological survey of the Lower Laguna Madre of Texas, 1953-1959.- Publ. Inst. Marine Sci., Texas, 8, 153-183.
- BURKENROAD, M.D. (1931): Notes on the Louisiana Conch, Thais haemastoma, in tis relation to the oyster Ostrea virginica.- Ecology, 12, 655-664.
- BUTLER, P.A. (1954): The southern oyster drill.- Proc. Natl. shellfish, Assn. 1953, 67-75.
- CAMACHO, G. (1978): Características hidrográficas y zooplantónicas de la Ciénaga Grande de Santa Marta (oct. 1977- mayo 1978) Inderena. Proy. Ecodesarrollo Inf. Final., 77 pp.
- CARGO, D.G. (1958): The migration of adult female blue crabs, Callinectes sapidus Rathbun, in Chincoteague Bay and adjacent waters.- Jour, Mar. Res., 16(3), 180-191.
- CARMONA, G.E. (1979): Contribuciones al conocimiento de la ecología del plancton de la Ciénaga Grande de Santa Marta.- Tesis profesional. Depto de Biología Univ. de Antioquia. Medellín., 80 pp.
- CARRIKER, M.R. (1967): Ecology of estuarine benthic invertebrates: A perspective.- In: G.H. LAUFF (Ed.): Estuaries. Am. Ass. Adv. Sci. Washington D.C.
- CARVAJAL, J.R. (1964): Ensayos sobre crecimiento y métodos de cultivos de ostiones comestibles, Crassostrea rhizophorae (Guilding) en la Bahía de Mochina.- Laguna. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente (Venezuela), 2, 24-30.
- CASPERS, H. (1967): Analysis of Definitions and Biological Considerations.- In: G.H. LAUFF (Ed.): Estuaries 83, 6-8, Am. Ass. Adv. Sci. Washington D.C., 775 pp.

- COHEN, A.D. und WIEDEMANN, H.U. (1973): Distribution and depositional history of some pre-lagoonal Holocene sediments in the Ciénaga Grande of Santa Marta, Colombia.- Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient., 7, 139-154.
- COSEL, R. VON (1973): Lista preliminar de los Moluscos de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia).- Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient., 7, 47-56.
- COSEL, R. VON (1978): Die Mollusken der Ciénaga Grande de Santa Marta (Kolumbien) und ihre Lebensgemeinschaften im Wechsel der Jahreszeiten.- Dissertation, Justus Liebig-Univ. Gießen, 348 pp.
- COSTLOW, J.D. und BOOKHOUT, C.G. (1959): The larval development of Callinectes sapidus (Rathbun) reared in the laboratory.- Biol. Bull., 116, 373-396.
- COSTLOW, J.D., BOOKHOUT, C.G. und MONROE, R. (1962): Salinity-temperature effects on the larval development of the crab, Panopeus herbstii (Milne-Edwards), reared in the laboratory.- Physiol. Zool., 35, 79-93.
- CHACE, F.A. (1972): The shrimps of the Smithsonian Bredin Caribbean Expeditions with a summary of the west Indies shallow water species (Crustacea: Decapoda: Natantia).- Smith. Contr. Zool., 98, 1-179.
- CHACE, F.A. und HOBBS, H.H. (1969): The freshwater and terrestrial Decapoda Crustacea of the west Indies, with special reference to Dominica.- Bull. U.S. Nat. Mus., 294, 1-258.
- DARNELL, R.M. (1959): Studies of the life history of the blue crab in Louisiana waters.- Trans. Am. Fish. Soc., 88, 294-324.
- DAY, J.H. (1951): The ecology of south estuaries. I. A review of estuarine conditions in general.- Trans. Roy. Soc. S. Afr., 33, 53-91.
- DAY, J.H. (1964): The origin and distribution of estuarine animals in South Africa.- In: D.H.S. DAVIS (Ed.): Ecological studies in Southern Africa. Junk, The Hague, 415 pp.

- DAY, J.H. (1973): New Polychaeta from Beaufort, with a key to all species recorded from North Carolina.- Tech. Rep. Nat. Mar. Fish. Serv., Circ., 375, 148 pp.
- DAY, J.H., MILLARD, N.A.H. und HARRISON, A.D. (1952): The ecology of South African estuaries. III. Knysna, a clear open estuary.- Trans. Roy. Soc. S. Afr., 33(3), 367-413.
- DAY, J.H., MILLARD, N.A. und BROEKHUYSEN, G.J. (1954): The ecology of South African estuaries. IV. The St. Lucia system.- Trans. Roy. Soc. S. Afr., 34(1), 129-156.
- DEEVEY, G.G. (1960): The zooplankton of the surface waters of the Delaware Bay region.- Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 17(2), 5-53.
- DRAGOVICH, A. und KELLY, J.A. (1964): Ecological Observations of Macro-Invertebrates in Tampa Bay, Florida, 1961-1962.- Bull. Mar. Sci. Gulf. Caribb., 14(1), 74-102.
- EMERY, K.O. und STEVENSON, R.E. (1957): Estuaries and lagoons. I. Physical and chemical characteristics.- In: J.W. HEDGPETH (Ed.): Treatise on marine ecology and paleoecology, 67, 673-693, Geol. Soc. Am. Memm., New York.
- ERFFA, A. VON (1973): Sedimentation, Transport und Erosion an der Nordküste Kolumbiens zwischen Barranquilla und der Sierra Nevada de Santa Marta.- Mitt. Inst. Colombo-Aléman Invest. Cient., 7, 155-209.
- FIEDLER, R.H. (1930): Solving the question of crab migrations.- Fish. Gaz., 47, 18-21.
- FILICE, F.P. (1964): A study of some factors affecting the bottom fauna of a portion of the San Francisco Bay estuary.- Wasmann Jour. Biol., 12, 257-292.
- FREY, D.G. (1946): Oyster bars of the Potomac River.- Fish. and Wildl. Ser. Spec. Sci. Rept., 32, 1-93.
- GARCIA-CUBAS, A. Jr. (1963): Sistemática y distribución de los micromoluscos recientes de la Laguna de Terminos, Campeche, Mexico.- Bol. Univ. Nación Auton. Mexico, 67(4), 1-55.

- GARCIA, G.A. und BONILLA, J. (1971): Algunas características químicas del agua y de los sedimentos de la Laguna de Campoma Estado Sucre.- Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente, 10(1), 71-80.
- GARCIA, S. (1974): Aprovechamiento de la fijación de larvas de ostión (Crassostrea virginica) en la Laguna pueblo Viejo, Veracruz de 1964 a 1973.- Estación de Investigaciones Pesqueras de Tampico. Dirección Nacional del Instituto Nacional de Pesca (Mecanografiado, 1974), Mexico.
- GIFFORD, C.A. (1963): Some observations on the general biology of the land crab Cardisoma guanhumi (Latreille) in South Florida.- Biol. Bull., 123, 207-223.
- GORE, R.H. und ABELE, L.G. (1976): Shallow water Porcellanidae crabs from the Pacific coast of Panama and adjacent Caribbean waters (Crustacea: Anomura: Porcellanidae).- Smith. Contrib. Zool., 237, 1-30.
- GOSNER, K.L. (1971): Guide to identification of marine and estuarine invertebrates.- Wiley Interscience, New York, 693 pp.
- GREEN, J. (1959): The regulation of water and salt by the fiddler crabs Uca pugnax und Uca pugilator.- Biol. Bull., 116, 76-87.
- GUNTER, G. (1945): Studies in marine fishes of Texas.- Publ. Inst. Mar. Sci. (Univ. Texas). 1(1), 1-190.
- GUNTER, G. (1950): Seasonal population changes and distributions as related to salinity of certain invertebrates of the Texas coast, including the commercial shrimp.- Publ. Inst. Mar. Sci. (Univ. Texas), 1, 7-51.
- GUNTER, G. (1955): Mortality of oysters and abundance of certain associates as related to salinity.- Ecology, 36, 601-605.
- GUNTER, G. (1961): Some relations of faunal distributions to salinity in estuarine waters.- Limnol. Oceanogr., 6, 182-190.
- GUNTER, G., CHRISTMAS, J.Y. und KILLEBREW, R. (1964): Some relations of salinity to population distributions of motile estuarine organism, with special reference to penaeid shrimp.- Ecol., 45(1), 181-185.

- HARTMANN, O. (1951): The litoral marine Annelidae of the Gulf of Mexico.- Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas, 2, 7-124.
- HARTMANN, O. (1959 a): Capitellidae and Nereidae (Marine Annelids) from the Gulf side of Florida, with a review of the fresh-water Nereidae.- Bull. Mar. Sci., 9(2), 153-168.
- HARTMANN, O. (1959 b): Catalogue of the polychaetous annelids of the world, Part I and II.- Allan Hancock Found. Publ. Occas. Pap., 23, 1-628.
- HADGPETH, J.W. (1953): An introduction to the zoogeography of the north-western Gulf of Mexico with reference to the invertebrate fauna.- Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas, 3(1), 109-224.
- HEDGPETH, J.W. (1957): Estuaries and Lagoons. II. Biological aspects.- In: J.W. HEDGPETH (Ed.): Treatise on Marine Ecology and Paleoecology, 67, 693-729, Geol. Soc. Amer. Mem., New York.
- HEDGPETH, J.W. (1967): Ecological aspects of the Laguna Madre, a hypersaline estuary. In: G.H. LAUFF (Ed.): Estuaries. 83, 408-419, Amer. Ass. Adv. Sci. Washington D.C.
- HERRMANN, R. (1970): Deutungsversuch der Entstehung der "Brisa", eines föhnartigen Fallwindes der nordwestlichen Sierra Nevada de Santa Marta (Kolumbien).- Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient., 4, 83-95.
- HOESE, H.D. (1960): Biotic changes in a bay associated with the end of a drought.- Limnol. and Oceanogr., 5, 326-336.
- HOLTHUIS, L.B. (1959): The Crustacea Decapoda of Surinam (Dutch-guiana).- Zool. Verh. (Leiden), 44, 1-296.
- HOPKINS, S.H. (1931): Factors influencing the spawning and setting of oysters in Galveston Bay, Texas.- Bull. U.S. Bureau Fish., 47, 57-83.
- HOPKINS, S.H. (1956 a): Notes on the boring sponges in Gulf coast estuaries and their relation to salinity.- Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb., 6, 44-58.
- HUMMELINK, R. (1976): Hydropolipen.- In: H.C. REDEKE (Ed.): Flora en Fauna de Zuidërsee.- Supplement, 1,(11), 41-46.

- JESKE, R. (1976): Estudios bacteriológicos en la Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia).- Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient., 8, 17-31.
- JONES, M.L. (1962): On some Polychaetous Annelids from Jamaica, the west Indies.- Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 124, 169-212.
- KAUFMANN, R. und GÖTTING, K.J. (1970): Prosobranchia aus dem Litoral der karibischen Küste Kolumbiens.- Helgo. wiss. Meeresunters. 21, 333-398.
- KAUFMANN, R. und HEVERT, F. (1973): El régimen Fluviométrico del río Magdalena y su importancia para la Ciénaga Grande de Santa Marta.- Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient., 7, 121-138.
- KETCHUM, B.H. (1951): The exchange of fresh and salt water in tidal estuaries.- J. Marine Res., 10, 18-38.
- KINNE, O. (1956 c): Zur Ökologie der Hydroidpolypen des Nordostseekanals.- Z. Morph. Ökol. Tiere, 45, 217-249.
- KINNE, O. (1963 a): Adaptation, a primary mechanism of evolution.- In: H.B. WHITTINGTON und W.D.I. ROLFE (Ed.): Phylogeny and evolution of Crustacea. 27-50, Mus. Comp. Zool. Harvard Univ. Cambridge.
- KINNE, O. (1964): The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. Salinity and temperature-salinity combination.- In: H. BARNES (Ed.): Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. II, 281-339, Publ. George Allen and Unwin Ltd. London.
- LABORATOIRE CENTRAL D'HYDRAULIQUE DE FRANCE (1970): Entrada de agua de mar a la Ciénaga Grande de Santa Marta.- Lab. Central d'Hydra. Francia Min. Obras Públicas. Inf. Técnico, 3.
- LOOSANOFF, V.L. (1965): The American or Eastern Oyster.- Circular U.S. Rept. Int. Fish. Wildl. Serv., No. 205, E.E.U.U.
- LOOSANOFF, V.L. und ENGLE, J.B. (1940): Spawning and setting of oysters in Long Island Sound in 1937, and discussion of the method for predicting the intensity and time of oyster setting.- Bull. U.S. Bull. Fish., 49(33), 217-255.

- LOOSANOFF, V.L. und ENGLE, J.B. (1943): Polydora in oysters suspended in the water.- Biol. Bull., 85, 69-85.
- LUNZ, G.R. (1940): The Annelid worm, Polydora , as an oyster pest.- Science, 92, 310.
- LUNZ, G.R. (1941): Polydora, a pest in South Carolina oysters.- Journ. of the Elisha Mitchell Scientific Soc., 57, 273-283.
- MACKIN, J.G. und KOPKINS, A.H. (1961): Studies on oysters mortality in relation to natural environments and to oil fields in Louisiana.-Publ. Inst. Mar. Sci., 7, 3-331.
- MACKIN, J.G. und SPARKS, A.K. (1961): A study of the effect on oysters of crude Oil Loss from a wild well.- Publ. Inst. Mar. Sci., 7, 230-261.
- MACKIN, J.G. und WRAY, D.A. (1950): Report of the second study of mortality of oysters in Barataria Bay, Louisiana, and adjacent areas.- Res. Foundation project , nine report, Pti., 80 pp.
- MANTEL, Z. (1968): The foregut of Gerarcinus lateralis as an organ of salt and water balance.- Am. Zool., 8, 433-443.
- MATTOX, N.T. (1949): Studies on the biology of the edible oyster, Ostrea rhizophorae Guilding, in Puerto Rico.- Ecol. Monogr., 19(4), 339-356.
- MAYER, A.G. (1910): Medusae of the world. The scyphomedusae. Carnesie Institution of Washington, 109, 499-735.
- MENZEL, R.W. und NICHY, F.W. (1958): Studies of the distribution and feeding habits on some oysters Predators in Alligator Harbor, Florida.- Bull. Mar. Sci. Caribb., 8(2), 125-144.
- MORRIS, P.A. (1973): A field guide to shells of the Atlantic and Gulf coasts and the West Indies.- Houghton Mifflin Co., Boston, 330 pp.
- NIKOLIC, M. und MELENDEZ, S.A. (1968): El ostión del mangle Crassostrea rhizophorae (Guilding, 1828). Experimentos iniciales en el cultivo.- Notas Invest. Centro Invest. Pesquera (Havana), 7, 5-30.

- NONATO, E.F. (1966): Anelidos poliquetos de campana cientifica de pesqueiro Pescal. II.- Bol. Inst. Ocean. Univ. Sao Paulo, 15(1), 65-74.
- NONATO, E.F. und LUNA, S.A. (1970): Anelidos poliquetos do Nordeste do Brasil i Polyquetos bentonicos da Costa de Alagos e Sergipe.- Bol. Inst. Ocean. Univ. Sao Paulo, 19, 57-131.
- O'CONNOR, J.S. (1972): The benthic macrofauna of Moriches Bay, New York.- Biol. Bull., 142, 84-102.
- ODUM, H.T. und COPELAND, B.J. (1970): Coastal ecological system of the United States. In: H.T. ODUM, B.J. COPELAND und E.A. MACMAHAN (Ed.): A report to federal water pollution control administration, 9-86, U.S. Government Printing Office.
- ODUM, E.W. und HEALD, E.J. (1972): Trophic Analyses of an estuarine Mangrove Community.- Bull. Mar. Sci., 22(3), 671-738.
- OWEN, M. (1957): Etiological Studies on Oyster Mortality. II. Polydora websteri Hartmann (Polychaeta: Spionidae).- Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb., 7(1), 35-46.
- PALACIO, J.A. (1977): Invertebrados del area estuarica de la Ciénaga Grande de Santa Marta con énfasis en la fauna acompañante de la ostra Crassostrea rhizophorae (Guilding).- Inst. Invest. Mar. de Punta Betin, Tesis de Grado, 151 pp.
- PARKER, R.H. (1955): Changes in invertebrate fauna, apparently attributable to salinity changes, in the bays of central Texas.- Journ. Paleontol., 29, 193-211.
- PARKER, R.H. (1956): Macro-invertebrate assemblages as indicators of sedimentary environments in east Mississippi Delta region.- Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 40, 295-376.
- PARKER, R.H. (1959): Macro-invertebrate assemblages of central Texas coastal bays and Laguna Madre.- Bull. Amer. Assoc. Petrol Geol., 43, 2100-2166.
- PEARSE, A.S. (1950): The emigration of animals from the Sea:- Sherwood Press, Dryden, New York, 210 pp.

- PEARSE, A.S. und WHARTON, G.W. (1938): The oyster "leench" Stylochus inimicus Palombi, associated with oysters on the coasts of Florida.- Ecol. Monogr., 8, 605-655.
- PEREZ, L. (1977): Observaciones ecológicas y ensayos de cultivo de la ostra de mangle (Crassostrea rhizophorae, Guilding) en la Ciénaga Grande de Santa Marta.-Inst. Invest. Marinas de Punta Betín, Santa Marta, Tesis de Grado, 65 pp.
- PINEDA, J. (1978): Variación mensual de las condiciones hidroquímicas de la laguna La Restinga, Isla Margarita, Venezuela. Trabajo para optar la categoría de Professor Agregado. Univ. Oriente, 67 pp.
- PINSCHMIDT, W.C. (1963): Distribution of crab larvae in relation to some environmental conditions in the Newport Rivers estuary North Carolina.- Ph. D. Dissertation, Duke University, 112 pp.
- PRITCHARD, D.W. (1952): Salinity Distribution and Circulation in the Chesapeake Bay Estuarine System.- Jour. Mar. Res., 11, 106-123.
- PRITCHARD, D.W. (1955): Estuarine circulation patterns.- Proc. Am. Soc. Civil Engrs., 81, 1-11.
- PRITCHARD, D.W. (1967): What is an Estuary:Physical Viewpoint.- In: G.H. LAUFF (Ed.): Estuaries, 83,3-5, Am. Ass. Adv. Sci. Washington D.C.
- QUINN, D.J. (1966): Ionic regulation and $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ - stimulated ATP'ase activity in the land crab Cardisoma guanhumi.- Comp. Biochem. Physiol., 19, 533-543.
- RATHBUN, M.J. (1900):Results of the Branner-Agassiz expedition to Brasil. The Decapod,an Stomatopod Crustacea.- Proc. Was. Acad. Sci., 2, 133-156.
- RATHBUN, M.J. (1918): The Craspid crabs of America.- Bull U.S. Nat. Mus., 97, 1-445.
- RATHBUN, M.J. (1925): The Spider crabs of America.- Bull U.S. Nat. Mus., 129, 1-613.

- RATHBUN, M.J. (1930): The Cancroid crabs of America of the families Euryalidae, Pertunidae, Atelecyclidae, Cancridae and Xanthidae.- Bull. U.S. Nat. Mus., 152, 1-609.
- REDEKE, H.C. (1932): Ober den jetztigen Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna des Brackwassers.- Verh. Int. Verein. Limn., 6, 46-61.
- RENAUD, J.C. (1956): A report on some Polichaetous Annelids from the Miami-Bimini Area.- Am. Mus. Novit., 1821, 1-40.
- RIOJA, E. (1946 a): Estudios Anelidológicos. XIV. Observaciones sobre algunos Poliquetos de la Costa del Golfo de Mexico.- An. Inst. Biol. Mex., 17(1), 1-17.
- RIOJA, E. (1946 a): Estudios Anelidológicos. XV. Nereidos de agua salobre del Litoral del Golfo de Mexico.- An. Inst. Biol. Mex., 17(2), 32-37.
- RODRIGUEZ, G. (1963): Intertidal estuarine communities of the Lake Maracaibo, Venezuela.- Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb., 13(2), 197-218.
- RODRIGUEZ, G. (1973): El sistema de Maracaibo, biología a ambiente.- Departamento de Ecología Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, 395 pp.
- RODRIGUEZ, B.D. (1979): Los portúnicos del Caribe colombiano con énfasis en el género Callinectes.- Tesis profesional Fac. Cienc. del Mar. Univ. de Bogotá, Jorge Tadeo Lozano, 227 pp.
- ROCHFORD, D.J. (1951): Studies in Australian estuarine hydrology.- In: Introduction and comparative features. Australian J. Marine Freshwater Res., 2, 1-116.
- SAENZ, B.A. (1965): El ostion Crassostrea rhizophorae (Guilding) y su cultivo experimental en Cuba.- Notas Invest. Centro Invest. Pesquera Bauta, 6, 1-34.
- SANDERS, L., MANGELSDORF, P.C. und HAMPSON, G.R. (1965): Salinity and Faunal Distribution in the Pocasset River, Massachusetts.- Limn. Oceanogr. (suppl.) 10, 216-228.

- SANDIFER, P.A. (1973): Distribution and abundance of Decapod Crustacean Larvae in the York River Estuary and adjacent. Lower Chesapeake Bay, Chesapeake Science, 14, 235-257.
- SANDOZ, M. und ROGERS, R. (1944): The effects of environmental factors on hatching, moulting and survival of zoea larvae of the blue crab Callinectes sapidus (Rathbun).- Ecology, 25, 216-228.
- SCHUHMACHER, H. (1977): Ökologie der Anfangsstadien der Riffentwicklung mit besonderer Berücksichtigung der Sedimentation. Habilitationsschrift, Bochum, 152 pp.
- SIMMONS, E.G. (1957): An ecological survey of the Upper Laguna Madre of Texas.- Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas, 4, 156-203.
- SQUIRES, H.J. und RIVEROS, G.C. (1971): Algunos aspectos de la biología del ostión (Crassostrea rhizophorae) y su producción potencial en la Ciénaga Grande de Santa Marta.- Proyecto para el desarrollo de la Pesca Marítima en Colombia INDERENA-F. Estudios e Investigaciones, 6, 1-61.
- STOMMEL, H. (1953): The role of density currents in Estuaries.- Proc., Minnesota Int. Hydraulic Conv., Sept. 1-4, 305-312.
- TABB, D.C. und MANNING, R.B. (1961): A checklist of the flora and fauna of Northern Florida Bay and adjacent brackish waters of the Florida mainland collected during the period July 1957 through September 1960.- Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb, 11(4), 552-649.
- TABB, D.C., BUBROW, D.L. und MANNING, R.B. (1962): The ecology of Northern Florida Bay and adjacent estuaries.- Tech. Ser. Fla. St. Bd. Conserv., 34, 1-79.
- TAGATZ, M.E. (1968): Biology of the blue crab, Callinectes sapidus (Rathbun) in the St. Johns River, Florida.- U.S. Fish. Wild. Serv. Fish. Bull., 67, 17-33.
- TENORE, K.R. (1972): Macrobenthos of the Pamlico River Estuary, North Carolina.- Ecol. Monogr., 42(1), 51-69.

- THORSON, G. (1955): Modern aspects of marine level-bottom animal communities.- Journ. Mar. Res., 14, 387-397.
- TRUITT, R.V. (1937): Crab tagging operations.-Chesapeake Biol. Lab., 4 pp.
- UROSA, L.J. (1972): Algunos depredadores del mejillon comestible Perna perna.- Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente, 2(1), 3-18.
- VENKATARAMIAH, A., LAKSHMI, G.J. und GUNTER, G. (1974): Studies on the effects of salinity and temperature on the commercial shrimp Penaeus aztecus (Ives), with special regard to survival limits, growth, oxygen consumption and ionic regulation.- U.S. Army Engineer Waterways Experiment. Station Vicksburg, Mississippi, Contract No. DACW 39.71-C-008, 134pp.
- VERWEY, J. (1930): Einiges über die Biologie ostindischer Mangrovekrabben.- Treubia, 12, 167-261.
- VERWOORT, W. (1968): Report on a collection of Hydrida from the Caribbean region, including an annotated checklist of Caribbean Hydroids.- Zool. Verh. Rijksmus. Nat. Hist., 92, 1-124.
- WARNKE, G. und ABBOTT, R.T. (1961): Caribbean seashells : a guide to the marine mollusks of Puerto Rico and other west Islands, Bermuda and the lower Florida Key.- Livingston Publ. Comp. Narberth. Pennsylvania, 1961, 348 pp.
- WATLING, L. (1975): Analysis of structural variations in a Shallow estuarine. Deposit-Feeding Community.- J. Exp. Biol. Ecol., 19, 275-313.
- WEDLER, E. (1973): Die Hydroiden der Cienaga Grande de Santa Marta (Kolumbien) und einiges zu ihrer Ökologie.- Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient., 7, 31-39.
- WELLS, H.W. (1961): The fauna of oyster beds, with special reference to the salinity factor.- Ecol. Monogr., 31(3), 239-265.
- WIEDEMANN, H.U. (1973): Reconnaissance of the Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia: Physical parameters and geological history.- Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Sci., 7, 85-119.

- WIESEPALE, L.M., ALDRICH, D.V. und STRAWN, K. (1972): Effects of temperature and salinity on thermal death in post-larval brown shrimp, Penaeus aztecus.- *Physiol. Zool.*, 45(1), 22-33.
- WILLIAMS, A.B. (1965): Marine Decapoda Crustaceans of the Carolinas U.S. Fish. Wildlife ser., *Fishery Bull.*, 65(1), 1-298.
- YANES, C.A. (1963): Batimetria salinidad, temperatura y distribución de los sedimentos reciente de la laguna Terminos, Campeche, Mexico.- *Bol. Univ. Nación Auton. Mexico*, 67,(1), 1-47.
- ZEIN-ELDIN, Z.P. (1963): Effects of salinity on growth of post-larval penaeid shrimp.- *Biol. Bull.*, 125(1), 188-196.
- ZEIN-ELDIN, Z.P. und ALDRICH, D. (1965): Growth and survival of postlarval Penaeus aztecus under controlled conditions of temperature and salinity.- *Biol. Bull.*, 129(1), 199-216.
- ZEIN-ELDIN, Z.P. und GRIFFITH, G.W. (1969): An appraisal of the effects of salinity and temperature on growth and survival of postlarval penaeids.- *FAO Fish. Rep.*, 3(57), 1017-1026.
- ZIBROWIUS, H. (1970): Contribution a l'étude des Serpulinidae (Polichaeta Sedentaria) du Brasil.- *Bol. Inst. Ocean.*, 19, 1-32.

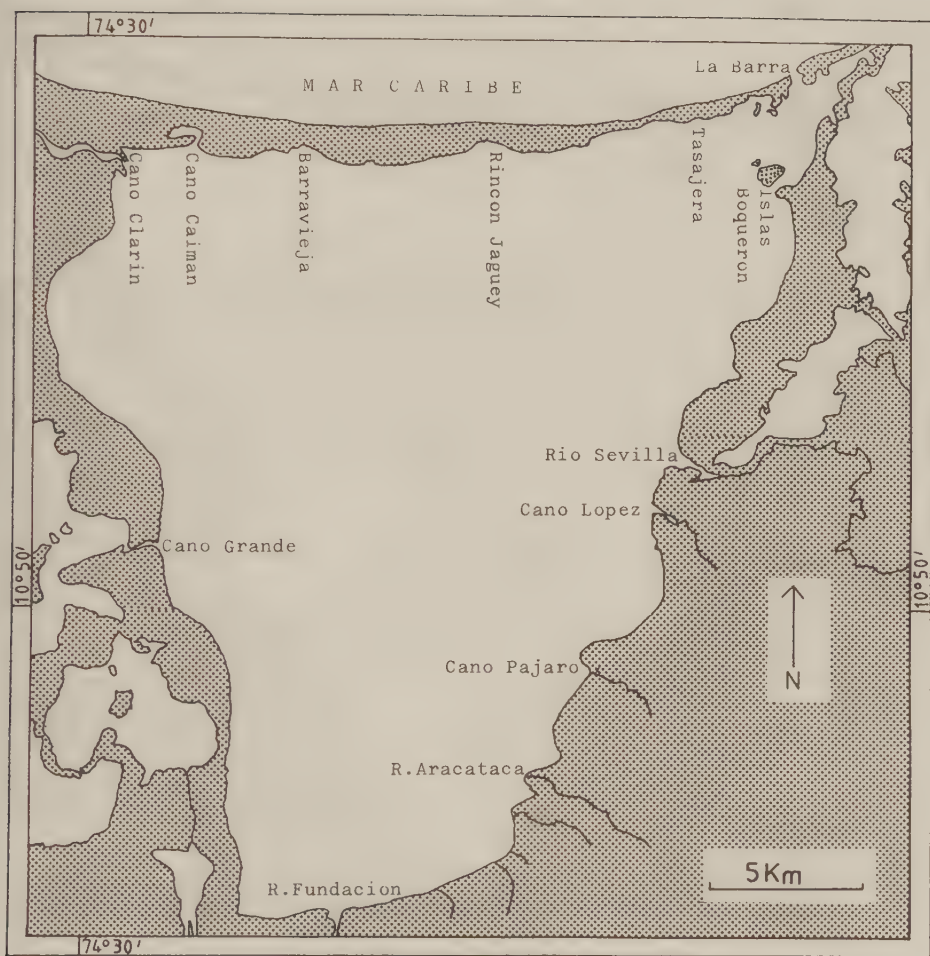


Abb. 1. Übersichtskarte der Cienaga Grande de Santa Marta. Die Mangrove - bestände sind durch das Punktgitter gekennzeichnet.

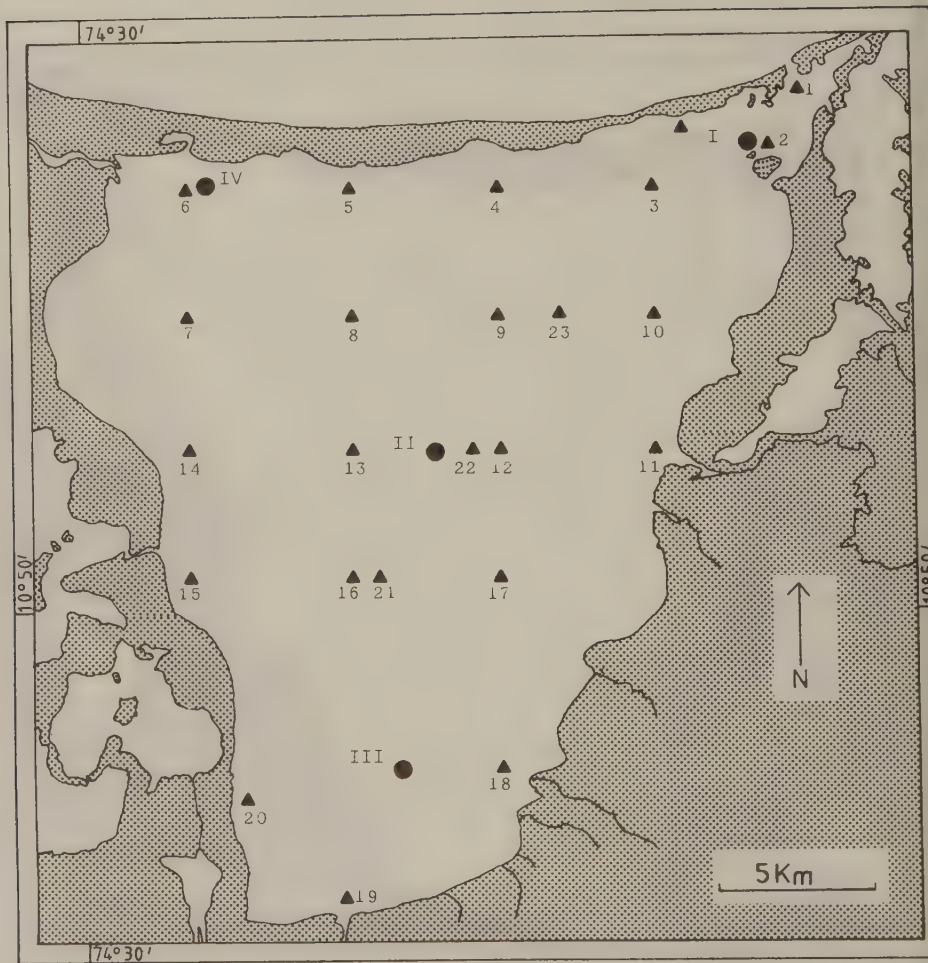


Abb. 2. Lage der Untersuchungsstationen. Die Stationen abiotischer Messungen sind durch Dreiecke, die quantitativer Analysen durch Punkte gekennzeichnet

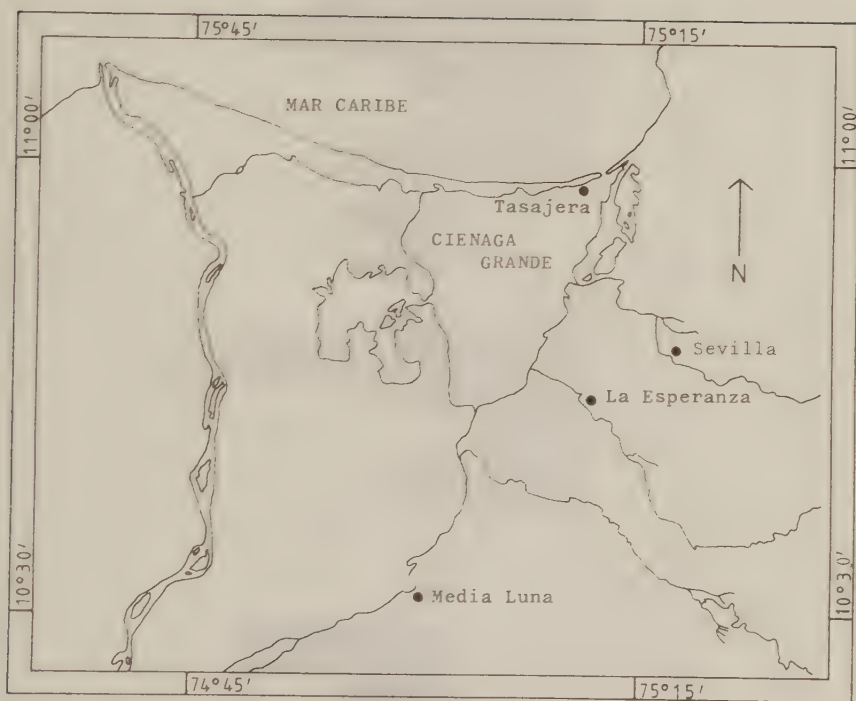


Abb. 3. Lage der Wetterstationen Tasajera, Sevilla, La Esperanza und Media Luna

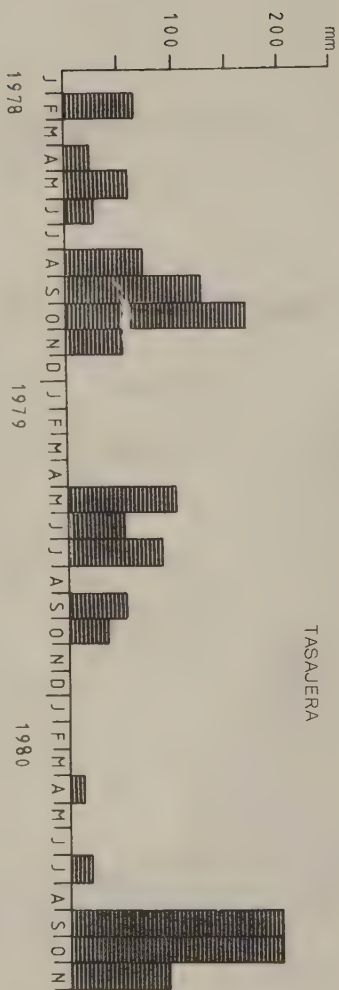


Abb. 4. Niederschlagsverteilung an der Wetterstation Tasajera von Januar 1978 bis November 1980.

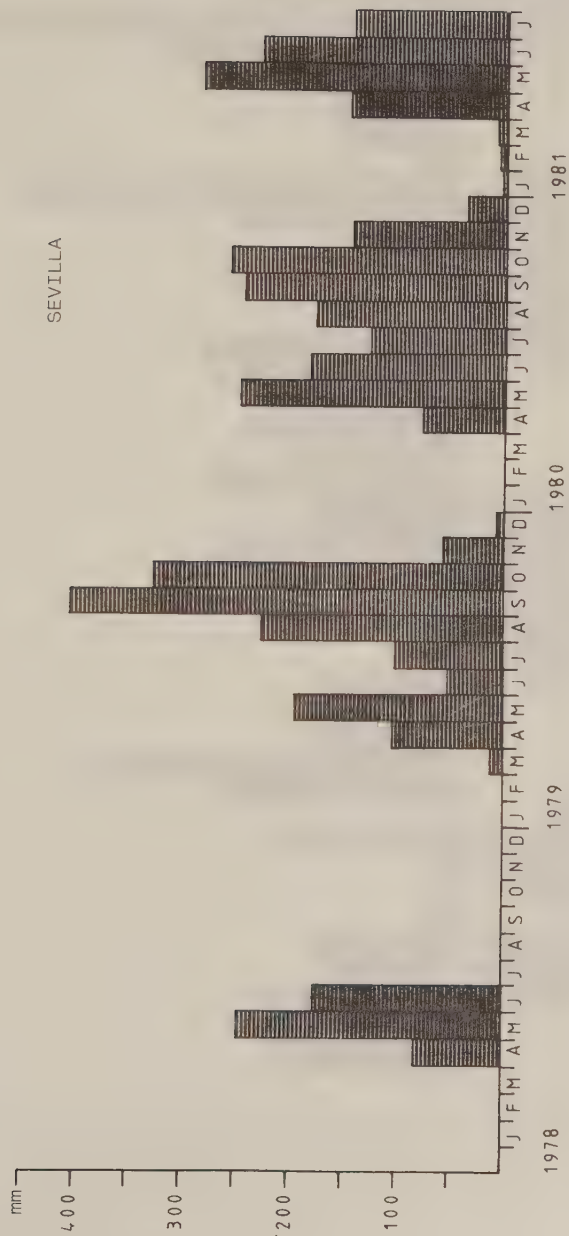


Abb. 5. Niederschlagsverteilung an der Wetterstation Sevilla von Januar 1978 bis Juli 1981

MEDIA LUNA

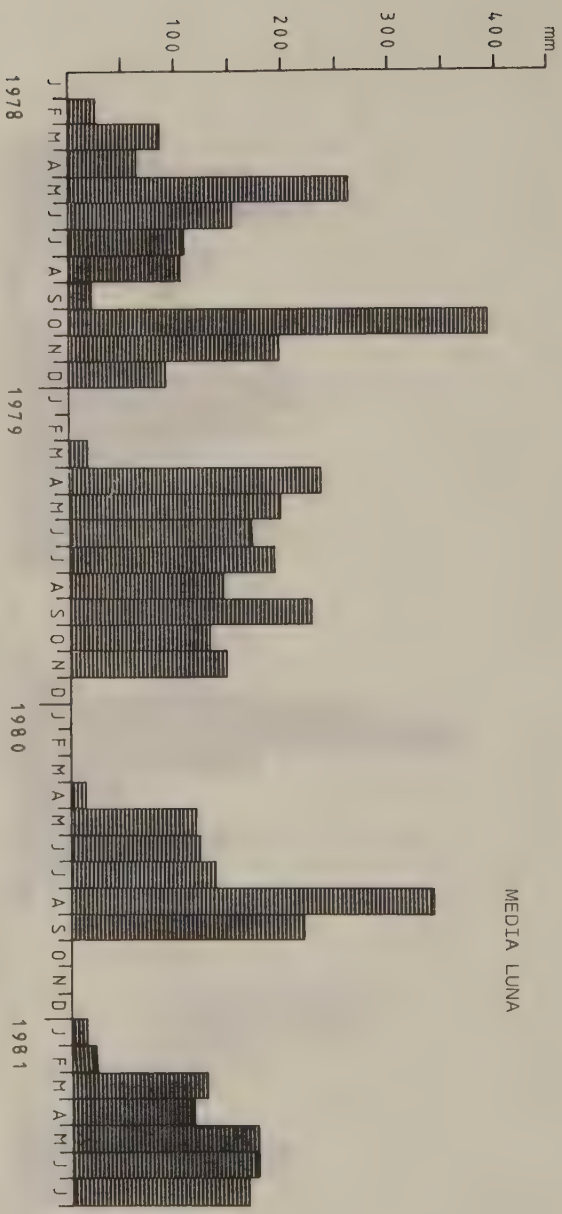


Abb. 6. Niederschlagsverteilung an der Wetterstation Media Luna von Januar 1978 bis Juli 1981

LA ESPEARANZA

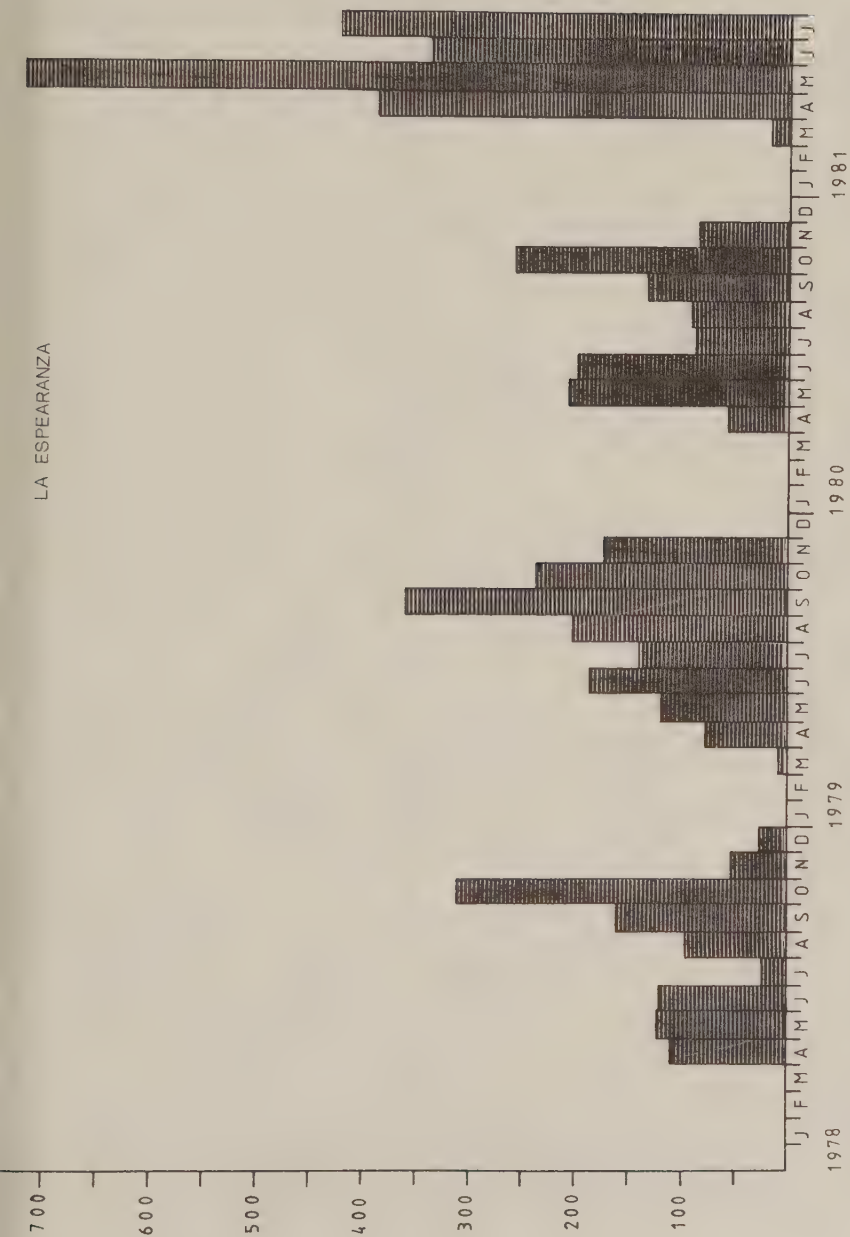


Abb. 7. Niederschlagsverteilung an der Wetterstation La Esperanza von Januar 1978 bis Juli 1981

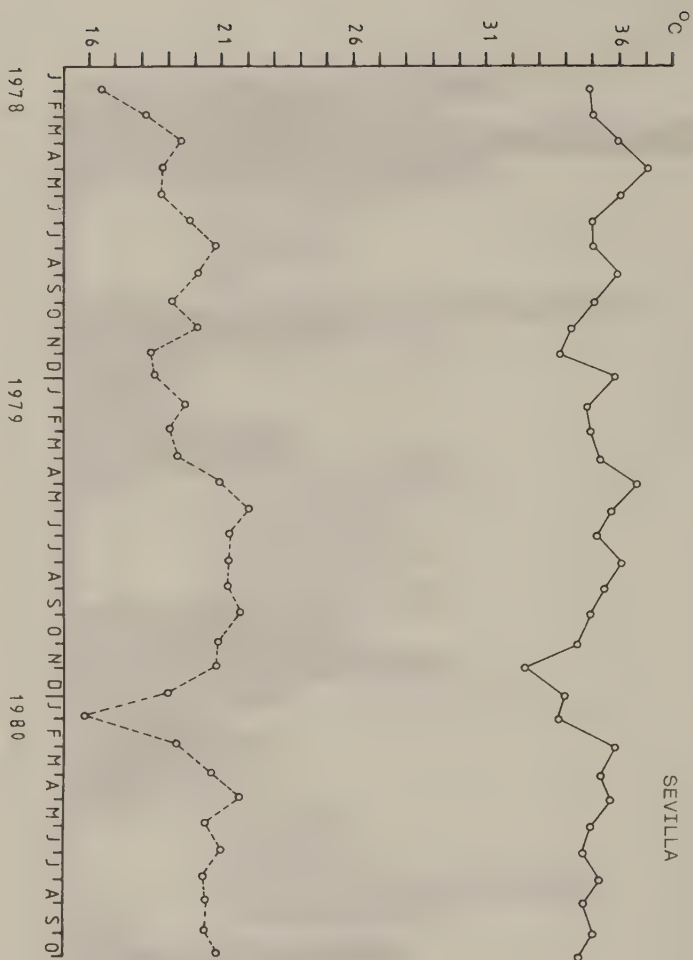


Abb. 8. Jahreszeitlicher Verlauf der Lufttemperatur an der Wetterstation Sevilla.
 O---O Minimum, O—O Maximum



Abb. 9 (1). Strömungsverhältnisse in der Cienaga Grande von Januar bis Juni 1978. --- geringer Meerwasserzufluß, — starker Meerwasserzufluß, ... geringer Süßwasserzufluß, — starker Süßwasserzufluß.

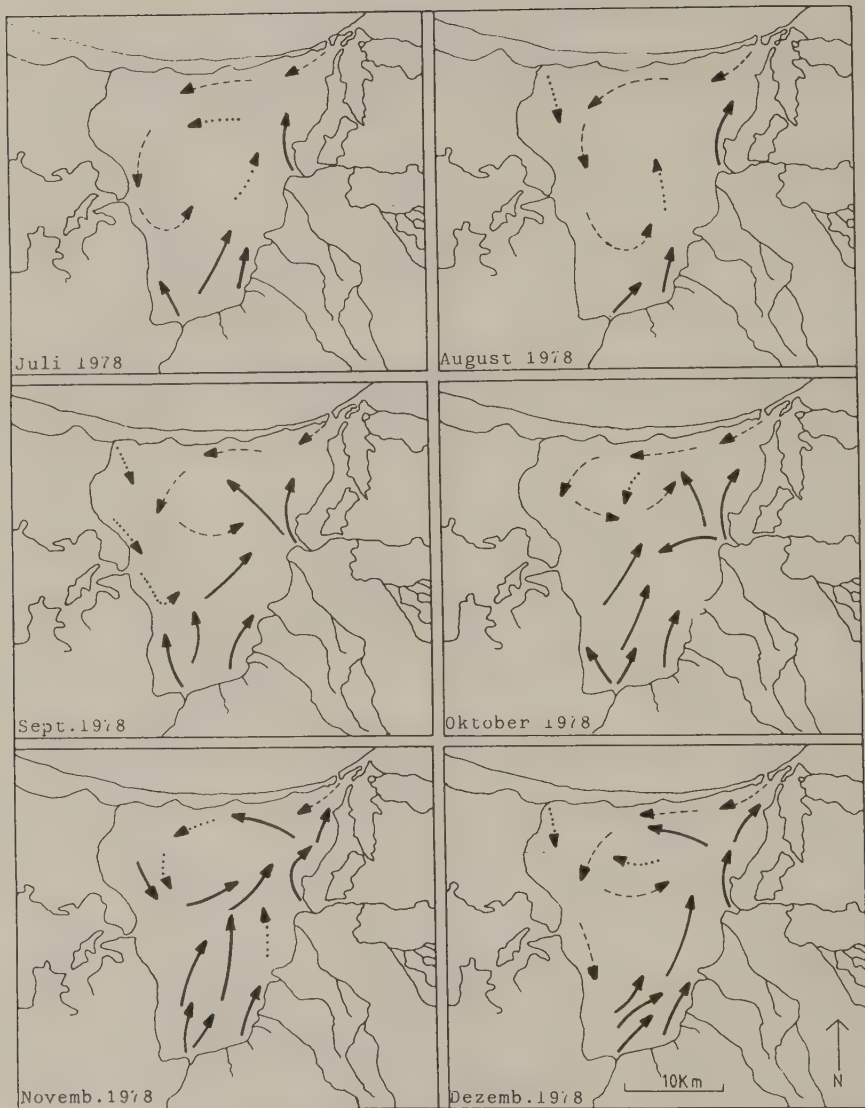


Abb. 9 (2). Strömungsverhältnisse in der cienaga Grande von Juli bis Dezember 1978. --- geringer Meerwasserzufluß, — starker Meerwasserzufluß, ... geringer Süßwasserzufluß, — starker Süßwasserzufluß



Abb. 9 (3). Strömungsverhältnisse in der cienaga Grande von Januar/Februar 1979 und Oktober 1980 bis Januar 1981. --- geringer Meerwasserzufluß, — starker Meerwasserzufluß, ... geringer Süßwasserzufluß, — starker Süßwasserzufluß

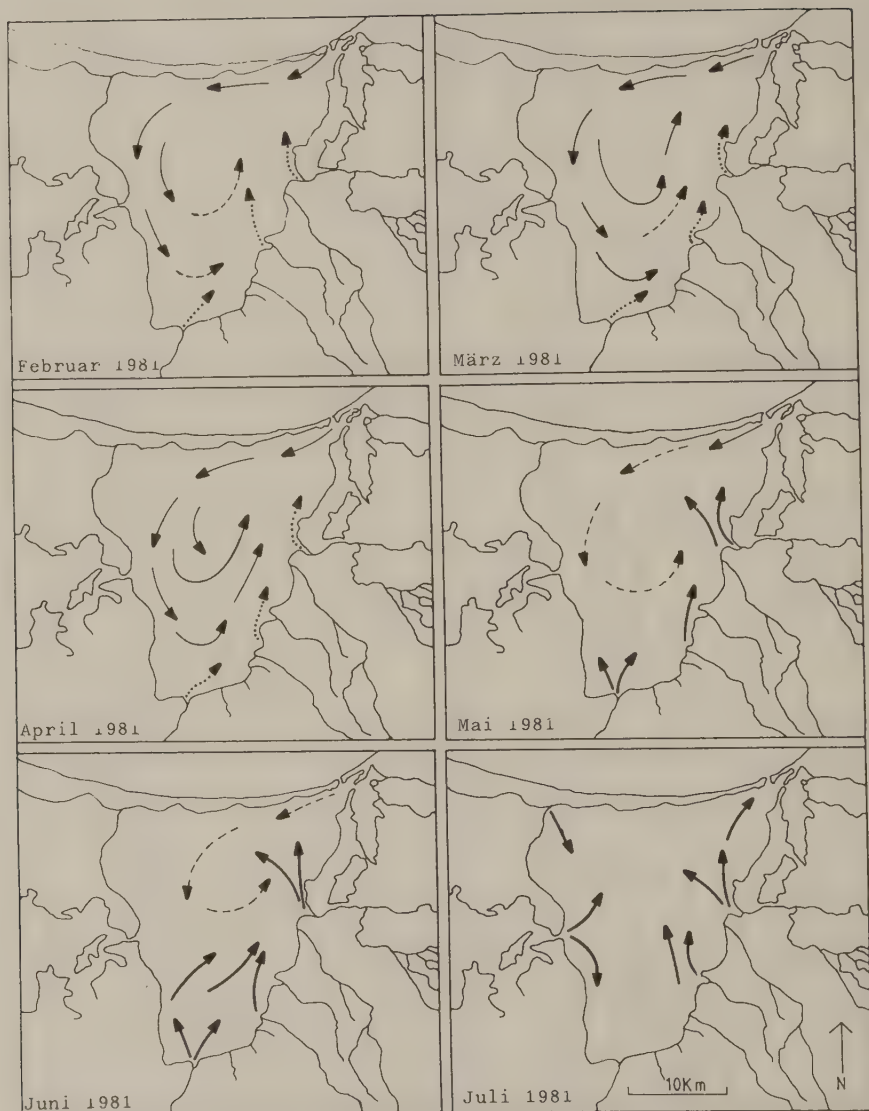


Abb. 9 (4). Strömungsverhältnisse in der Ciepnaga Grande von Februar bis Juli 1981. --- geringer Meerwasserzufluß, — starker Meerwasserzufluß, ... geringer Süßwasserzufluß, — starker Süßwasserzufluß

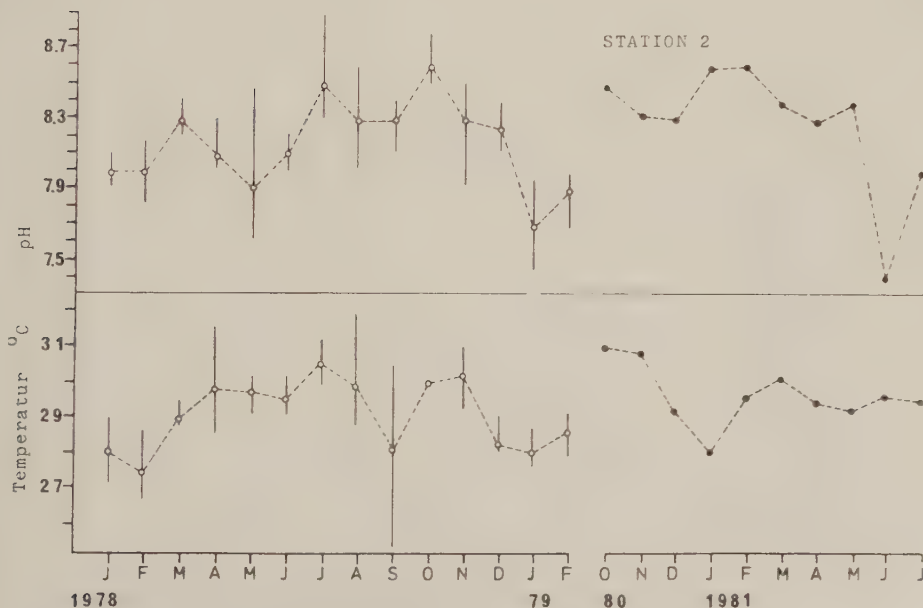
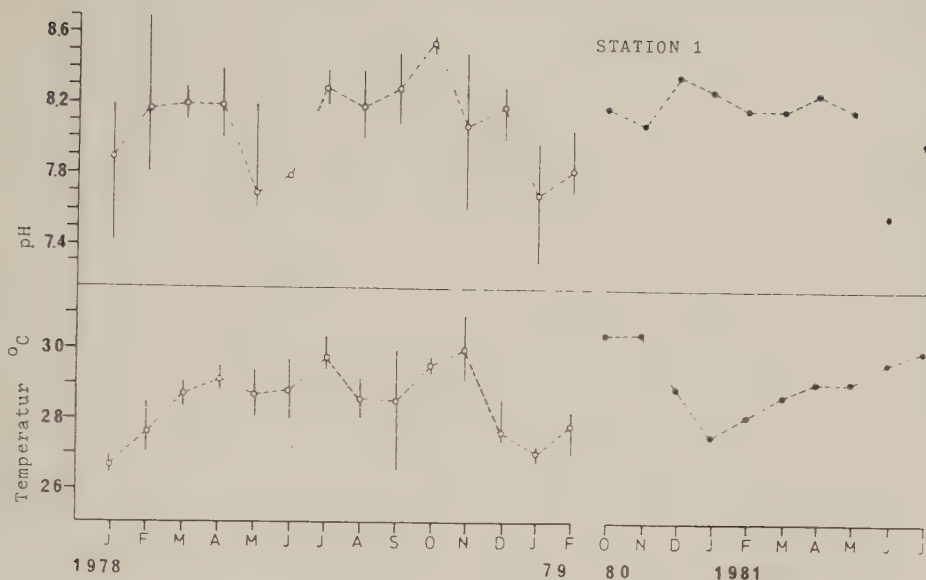


Abb. 10. Verlauf der Temperatur- und pH-Werte von Januar 1978 bis Februar 1978 und von Oktober 1980 bis Juli 1981. o---o Durchschnittswerte von 4 Proben, ●---● einmalig monatliche Proben

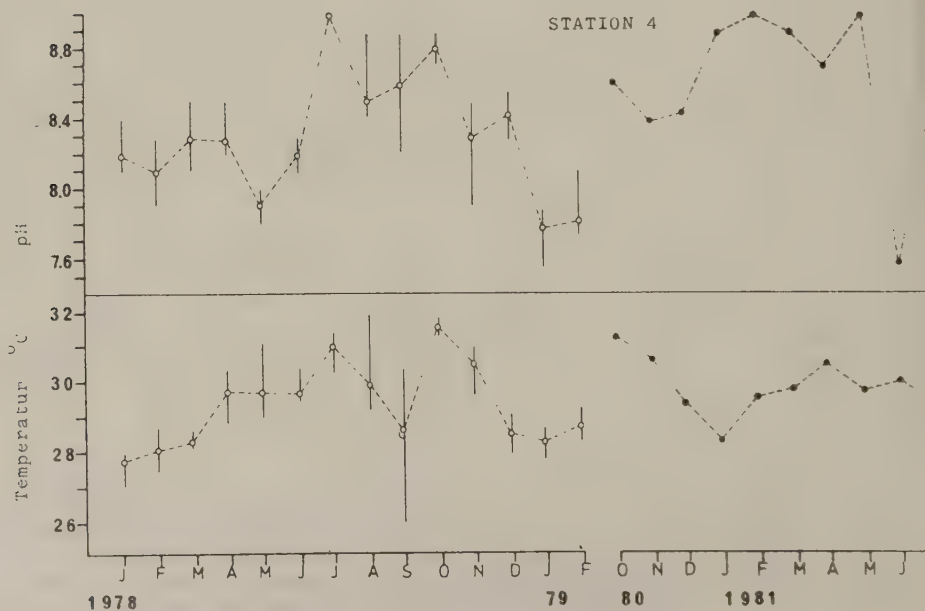
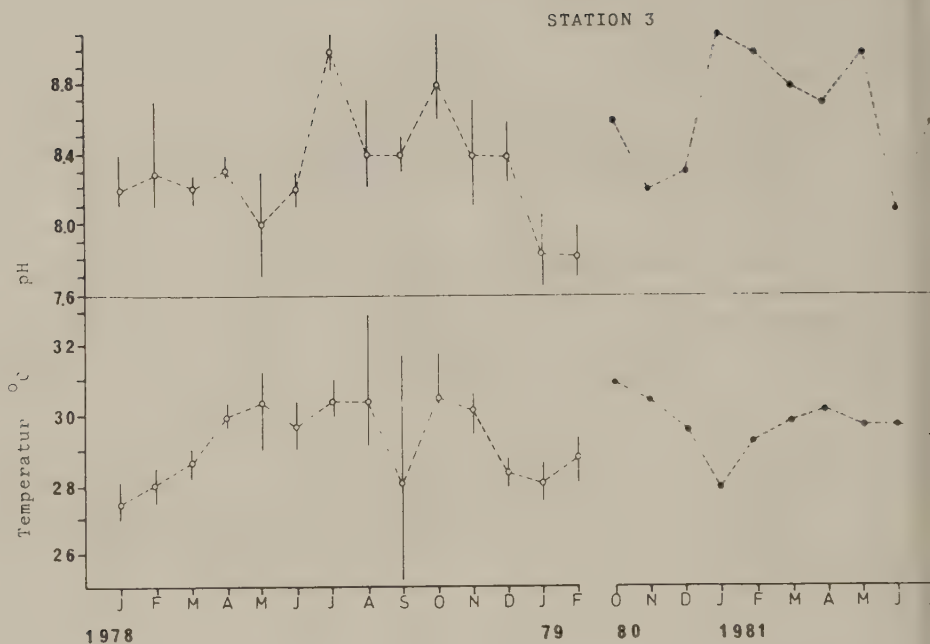


Abb. 11. Verlauf der Temperatur- und pH-Werte von Januar 1978 bis Februar 1979 und von Oktober 1980 bis Juli 1981.
 o---o Durchschnittswerte von 4 Proben, ●---● einmalige monatliche Proben

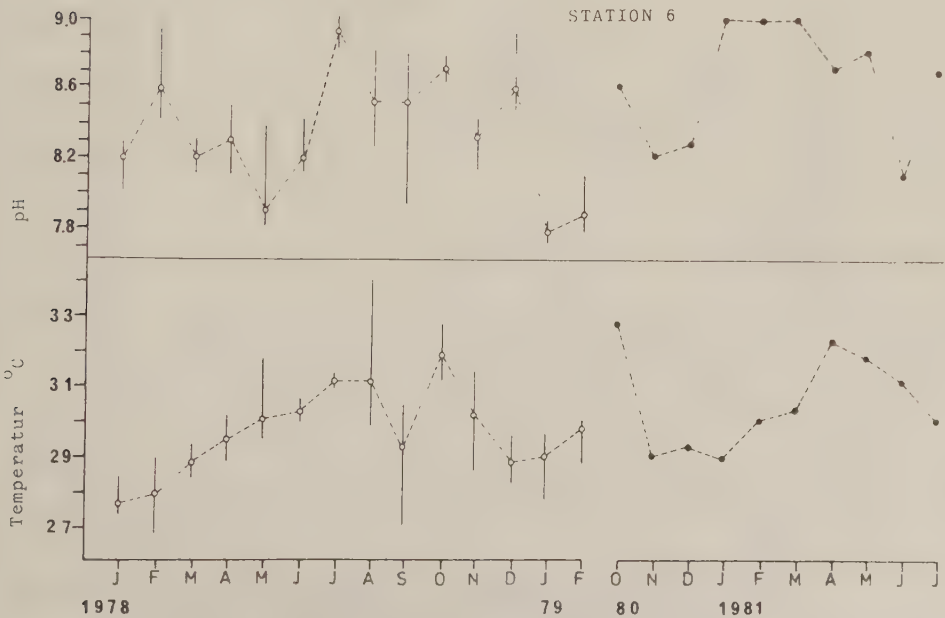
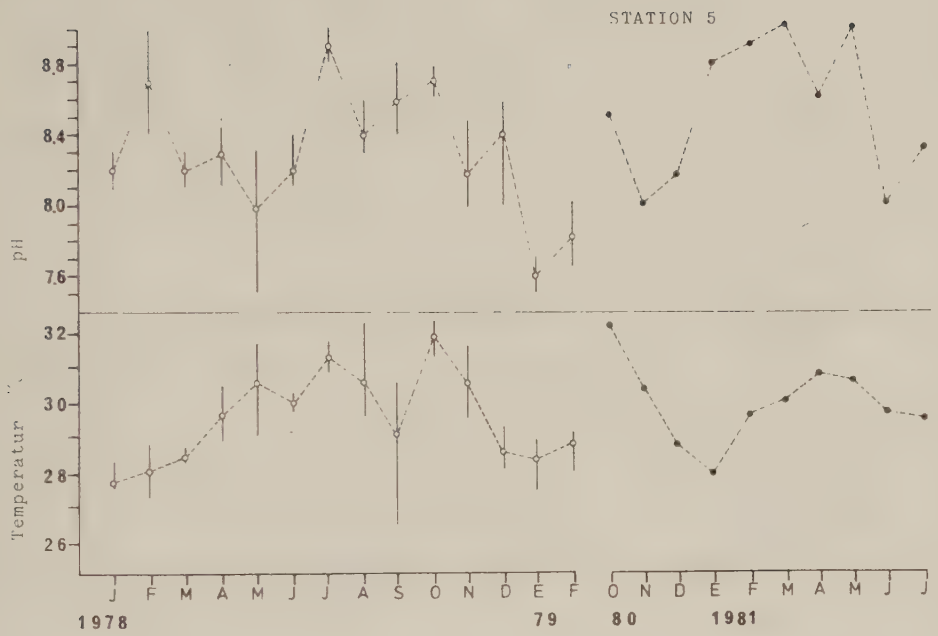


Abb. 12. Verlauf der Temperatur- und pH-Werte von Januar 1978 bis Februar 1979 und von Oktober 1980 bis Juli 1981.

o---o Durchschnittswerte von 4 Proben, ●---● einmalige monatliche Proben.

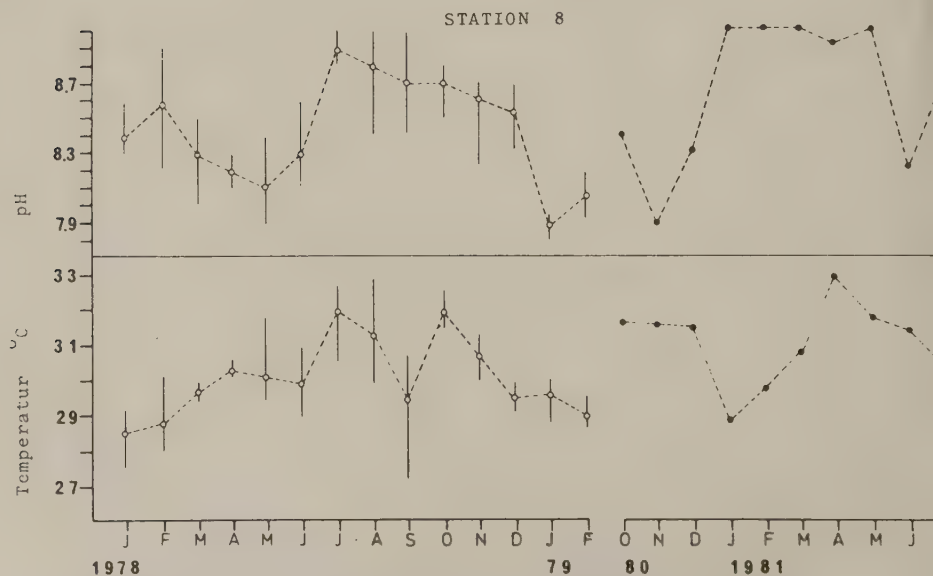
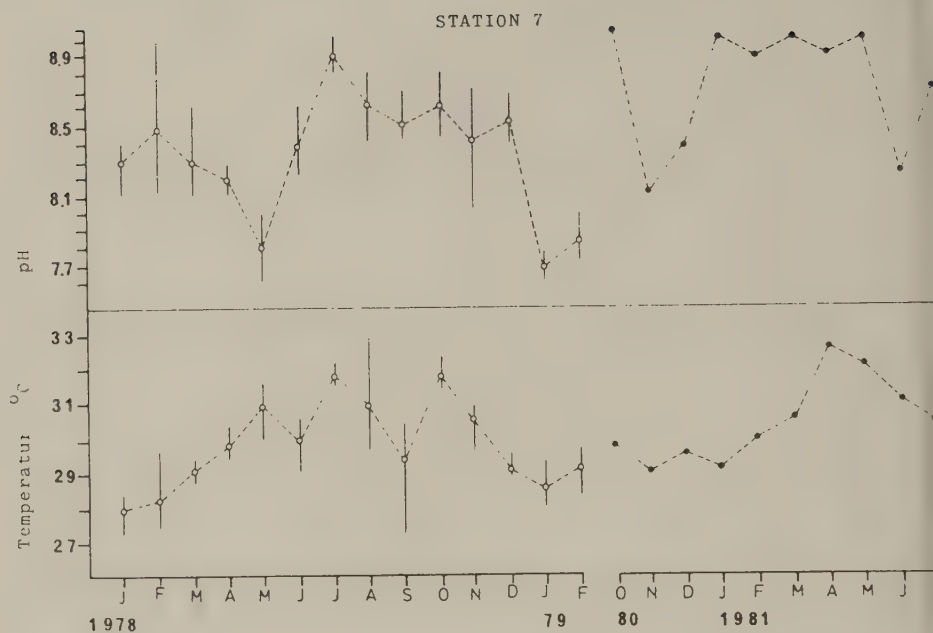


Abb. 13. Verlauf der Temperatur- und pH-Werte von Januar 1978 bis Februar 1979 und von Oktober 1980 bis Juli 1981.
 o---o Durchschnittswerte von 4 Proben, ●---● einmalige monatliche Proben.

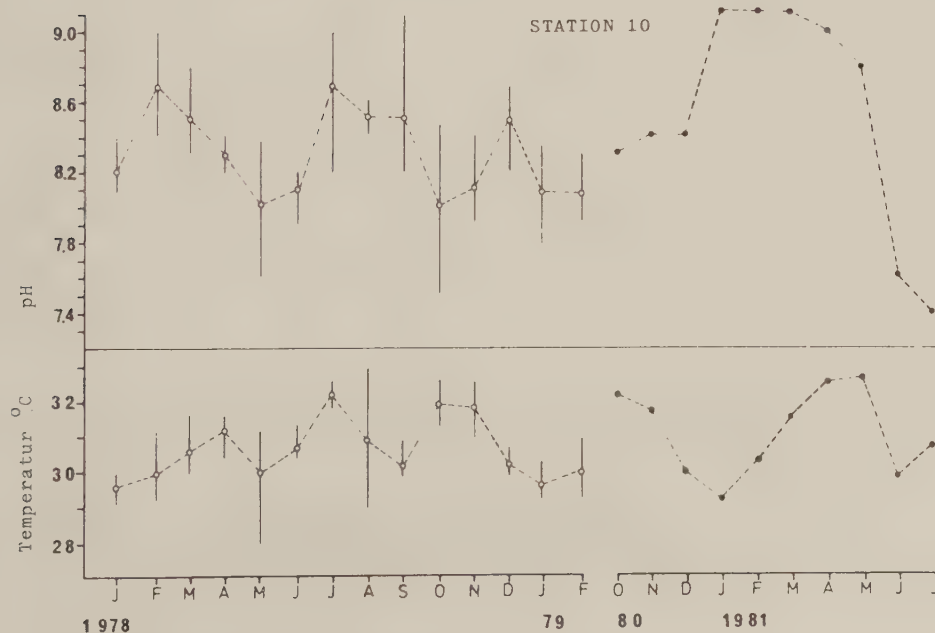
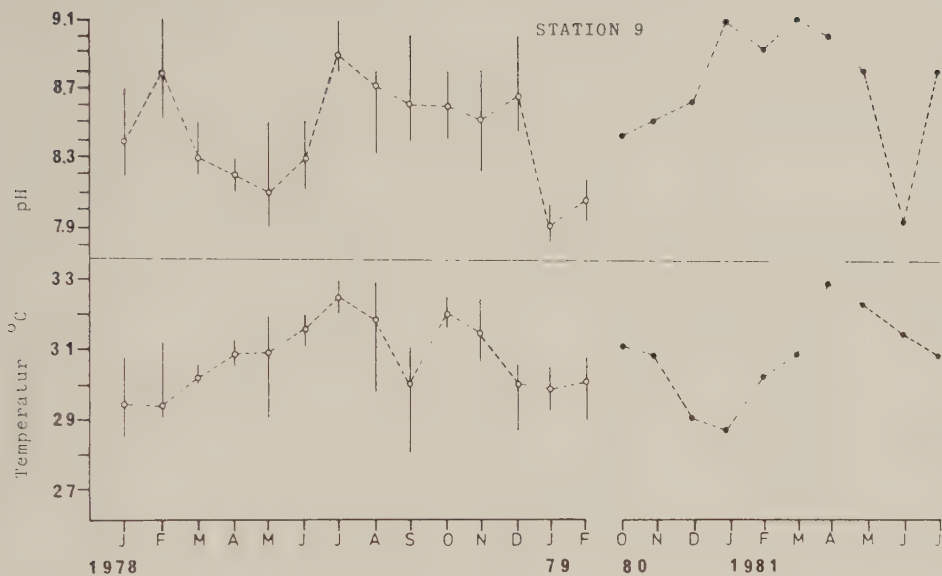


Abb. 14. Verlauf der Temperatur- und pH-Werte von Januar 1978 bis Februar 1979 und von Oktober 1980 bis Juli 1981.
 o---o Durchschnittswerte von 4 Proben, ●---● einmalige monatliche Proben.

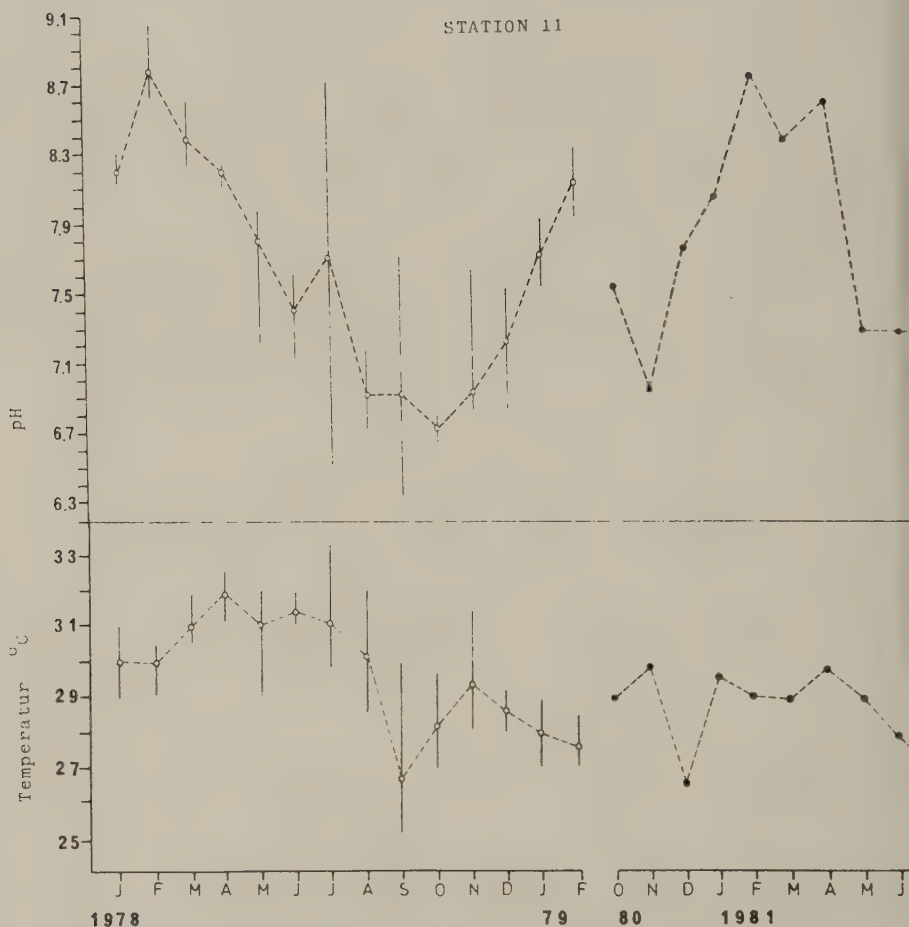


Abb. 15. Verlauf der Temperatur- und pH-Werte von Januar 1978 bis Februar 1979 und von Oktober 1980 bis Juli 1981.
 o---o Durchschnittswerte von 4 Proben, ●---● einmalige monatliche Proben

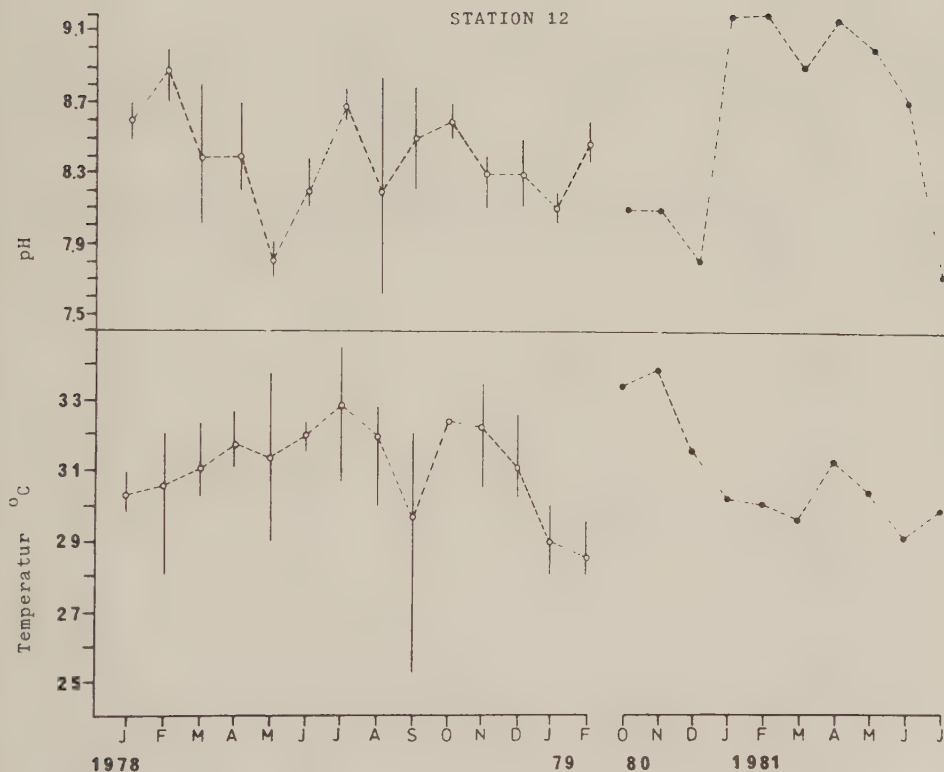


Abb. 16. Verlauf der Temperatur- und pH-Werte von Januar 1978 bis Februar 1979 und von Oktober 1980 bis Juli 1981.
 o---o Durchschnittswerte von 4 Proben, ●---● einmalige monatliche Proben

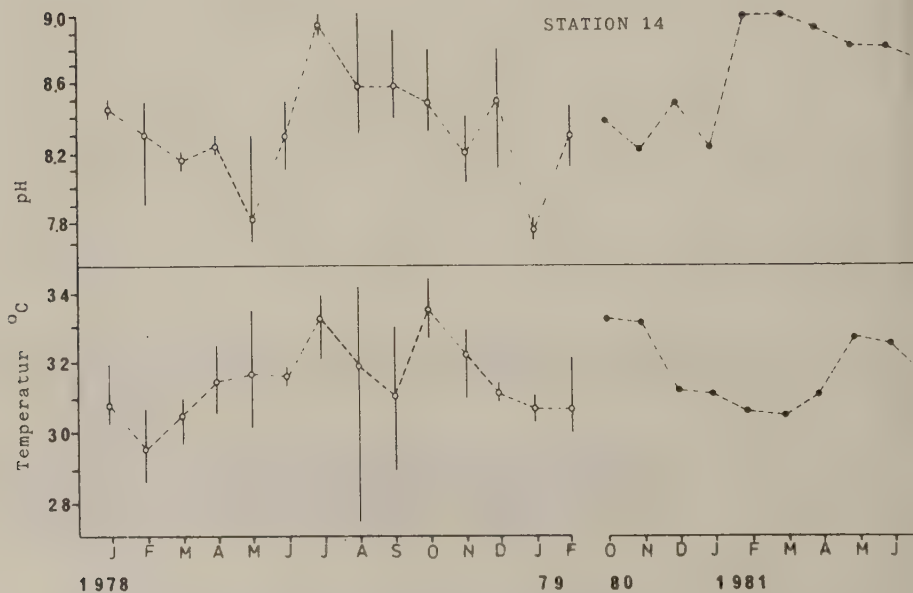
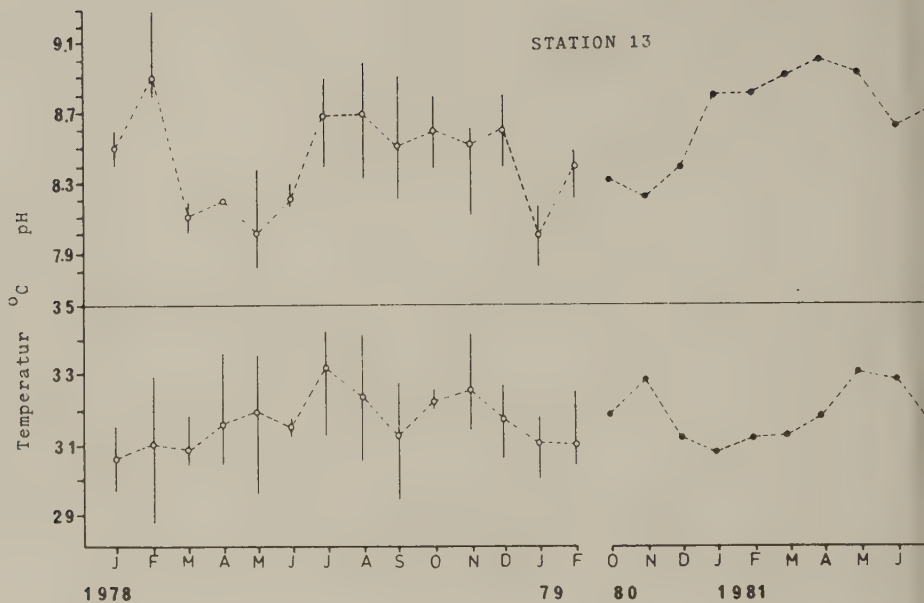


Abb. 17. Verlauf der Temperatur- und pH-Werte von Januar 1978 bis Februar 1979 und von Oktober 1980 bis Juli 1981.

o---o Durchschnittswerte von 4 Proben, ●---● einmalige monatliche Proben.

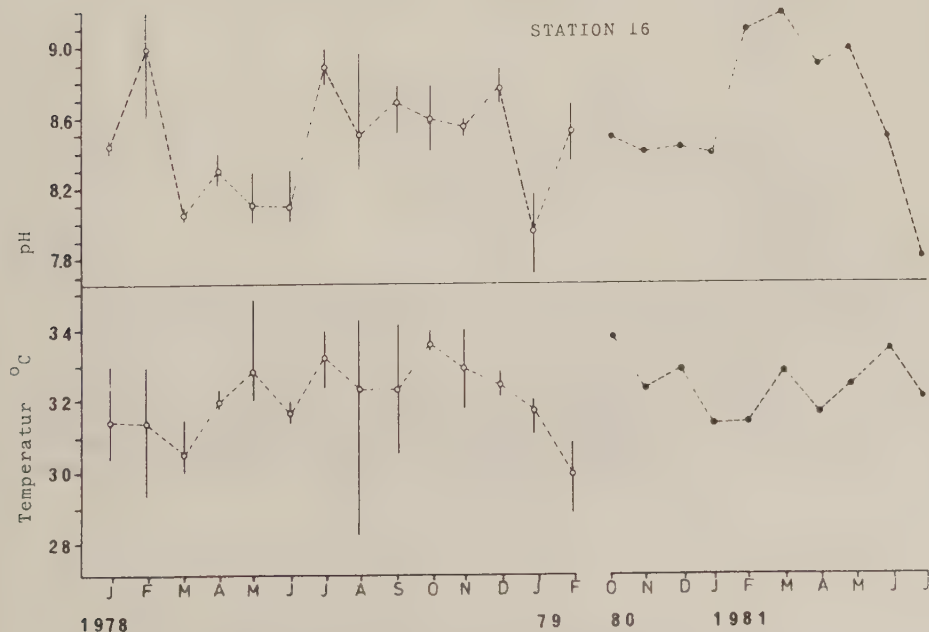
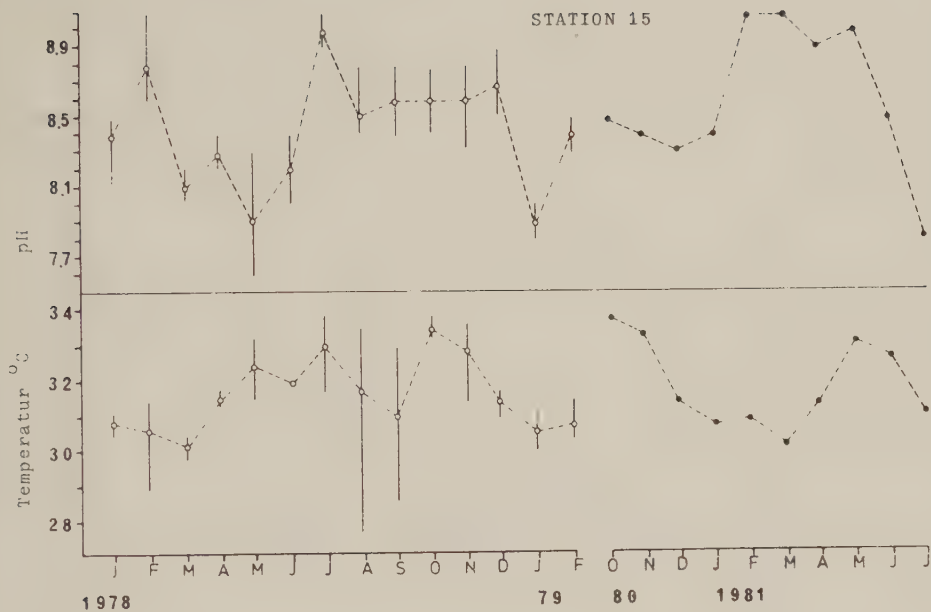


Abb. 18. Verlauf der Temperatur- und pH-Werte von Januar 1978 bis Februar 1979 und von Oktober 1980 bis Juli 1981.
 o---o Durchschnittswerte von 4 Proben, ●---● einmalige monatliche Proben

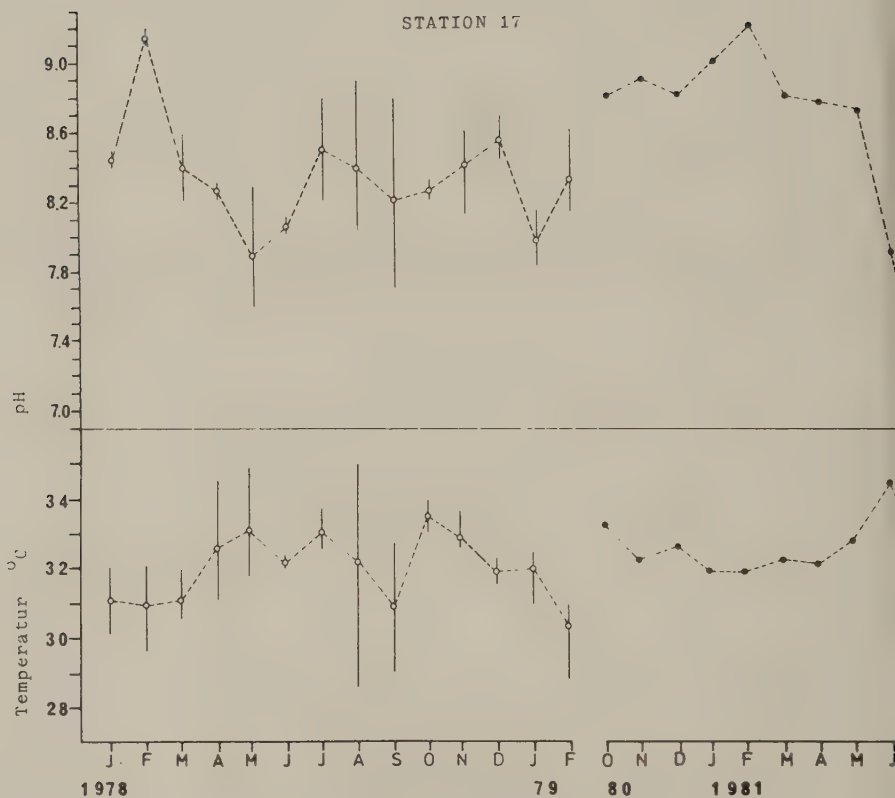


Abb. 19. Verlauf der Temperatur und pH-Werte von Januar 1978 bis Februar 1979 und von Oktober 1980 bis Juli 1981.
 o---o Durchschnittswerte von 4 Proben, ●---● einmalige monatliche Proben

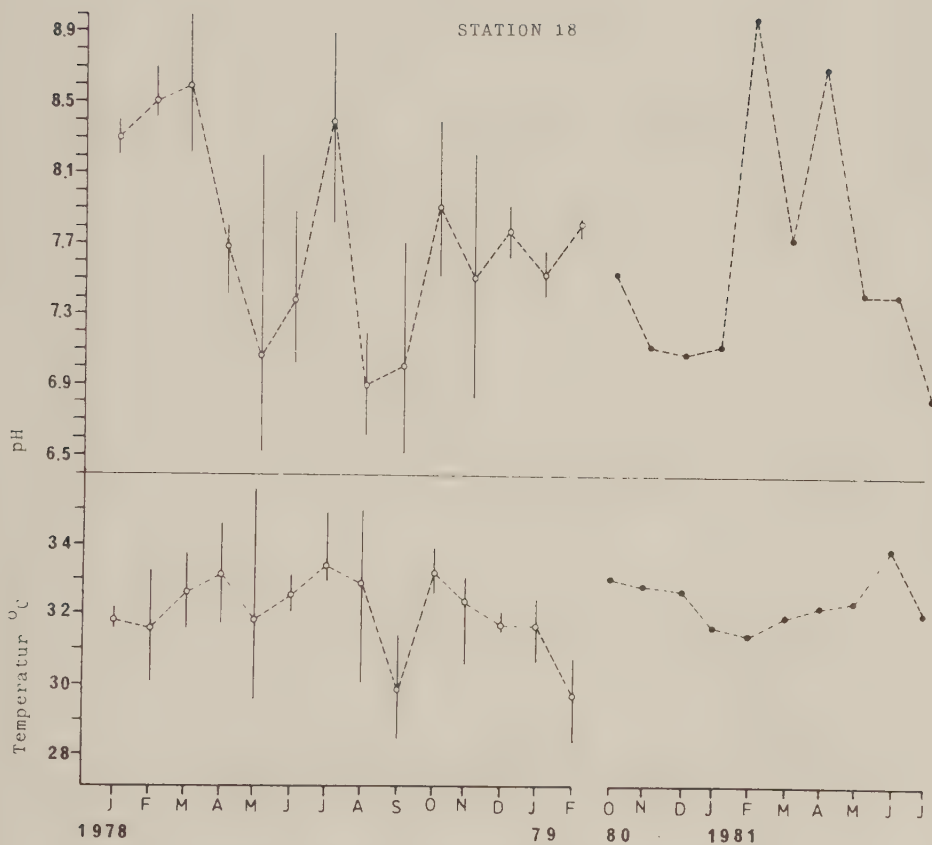


Abb. 20. Verlauf der Temperatur- und pH-Werte von Januar 1978 bis Februar 1979 und von Oktober 1980 bis Juli 1981.
 o---o Durchschnittswerte von 4 Proben, ●---● einmalige monatliche Proben.

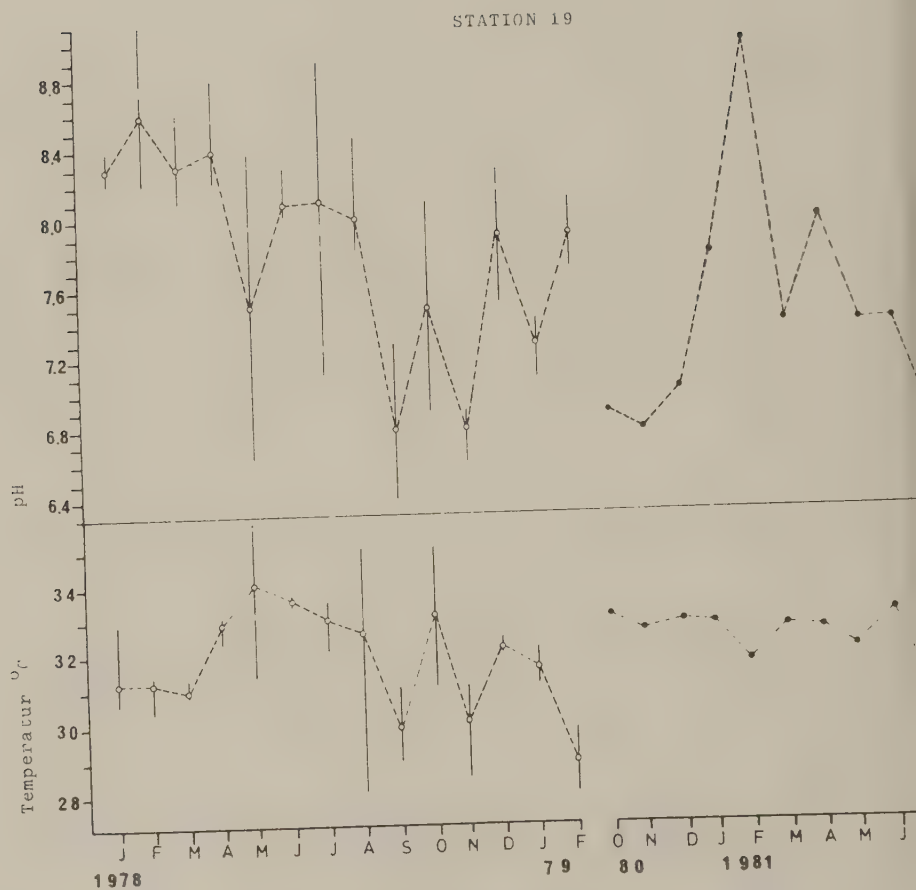


Abb. 21. Verlauf der Temperatur- und pH-Werte von Januar 1978 bis Februar 1979 und von Oktober 1980 bis Juli 1981.
 o---o Durchschnittswerte von 4 Proben, ●---● einmalige monatliche Proben

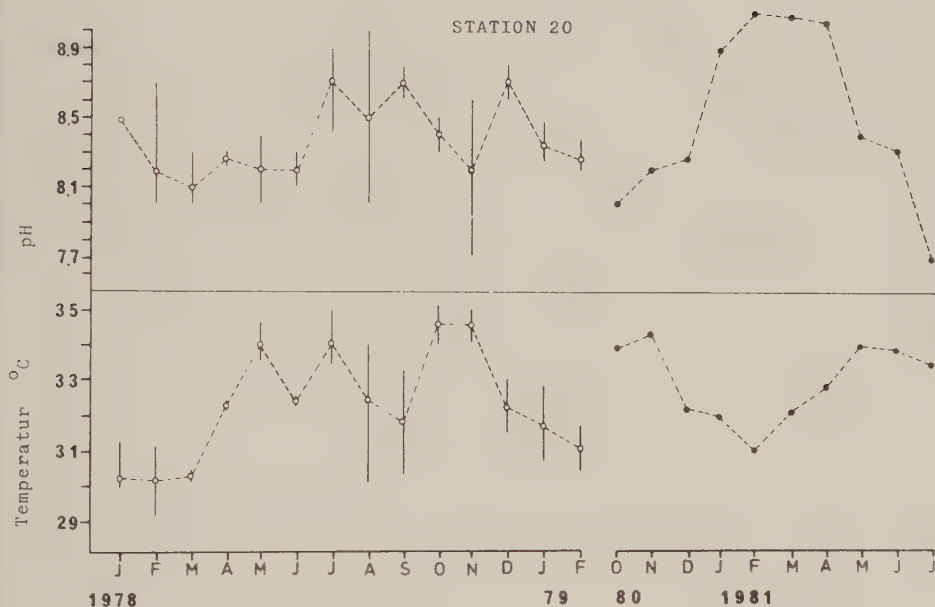


Abb. 22. Verlauf der Temperatur und pH-Werte von Januar 1978 bis Februar 1979 und von Oktober 1980 bis Juli 1981.

o---o Durchschnittswerte von 4 Proben, ●---● einmalige monatliche Proben

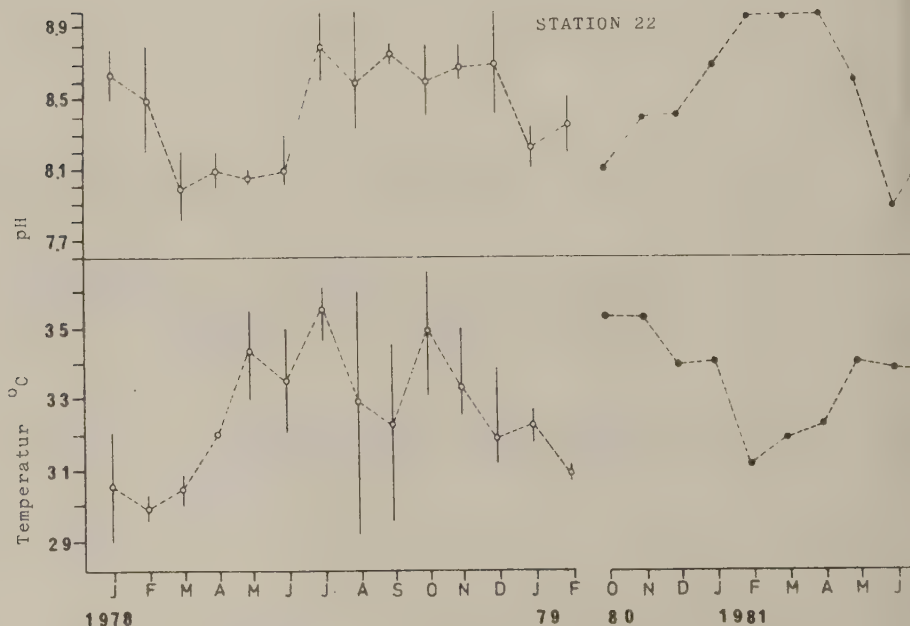
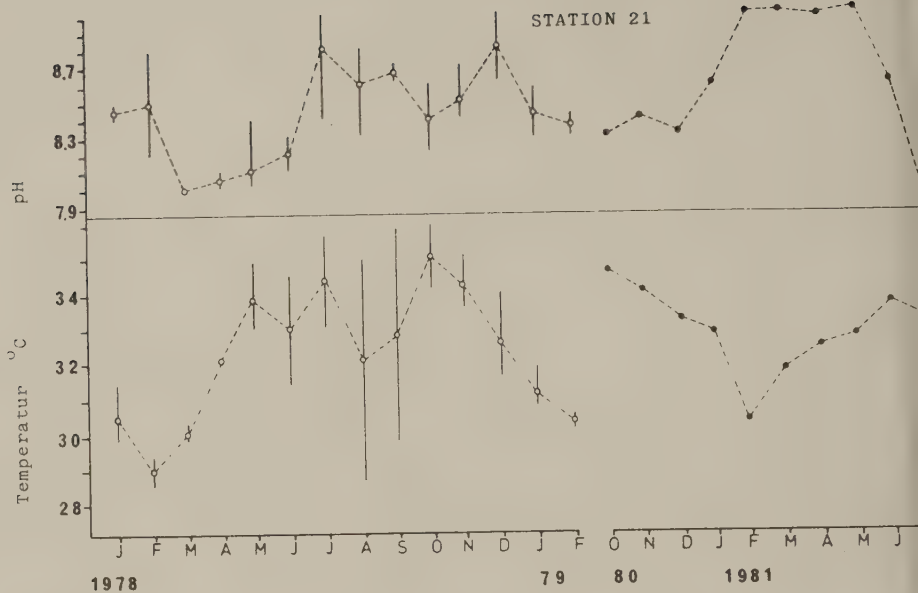


Abb. 23. Verlauf der Temperatur- und pH-Werte von Januar 1978 bis Februar 1979 und von Oktober 1980 bis Juli 1981.
 o---o Durchschnittswerte von 4 Proben, ●---● einmalige monatliche Proben

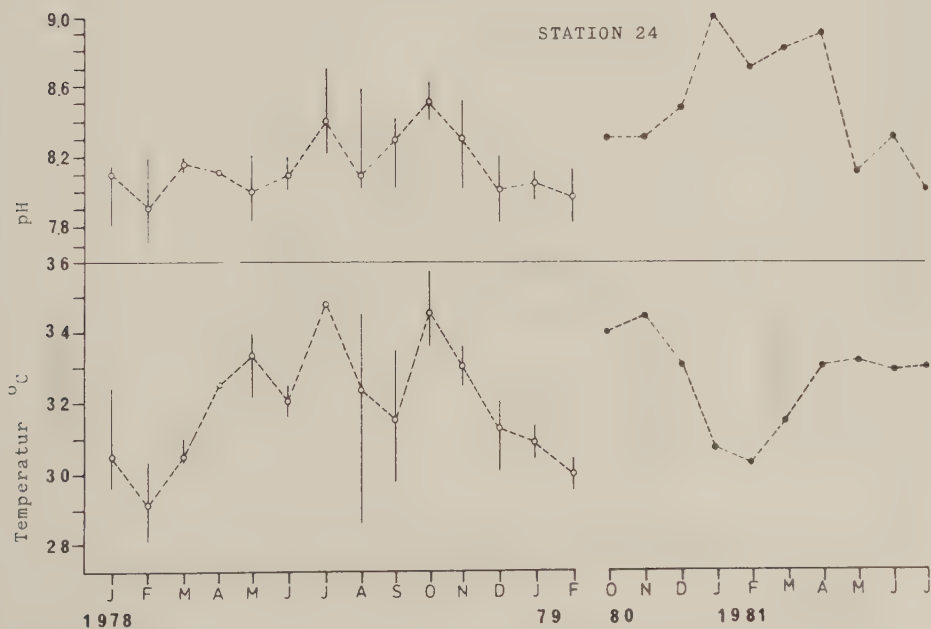
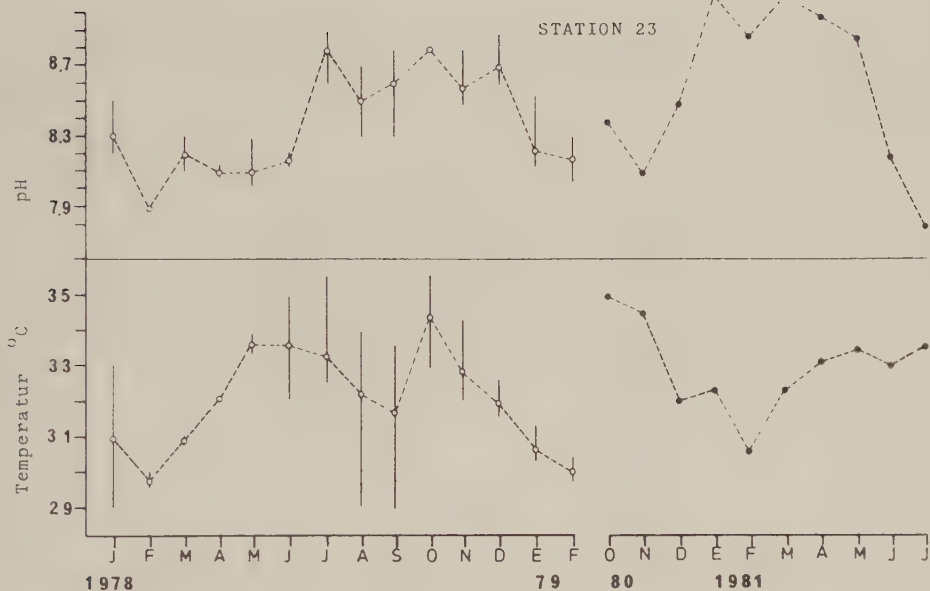
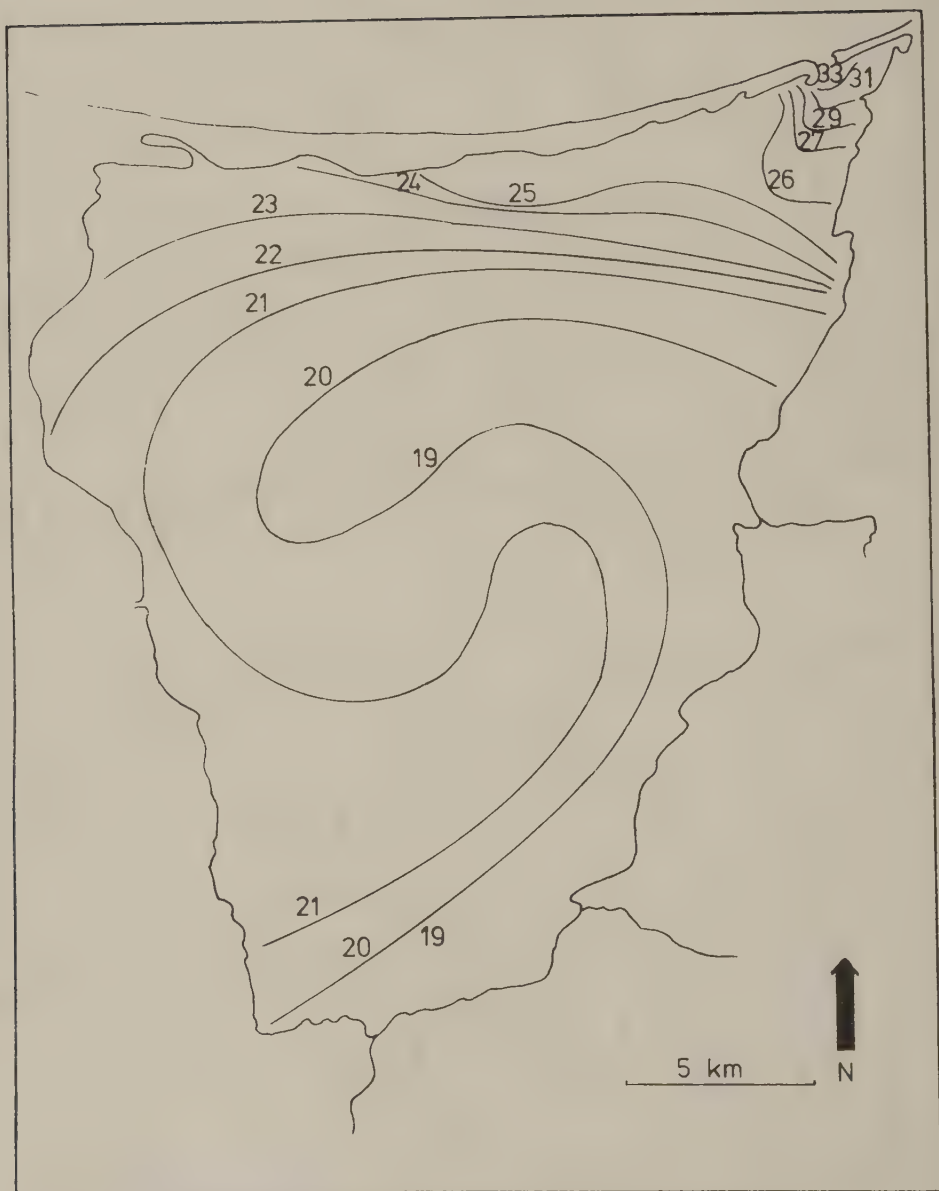
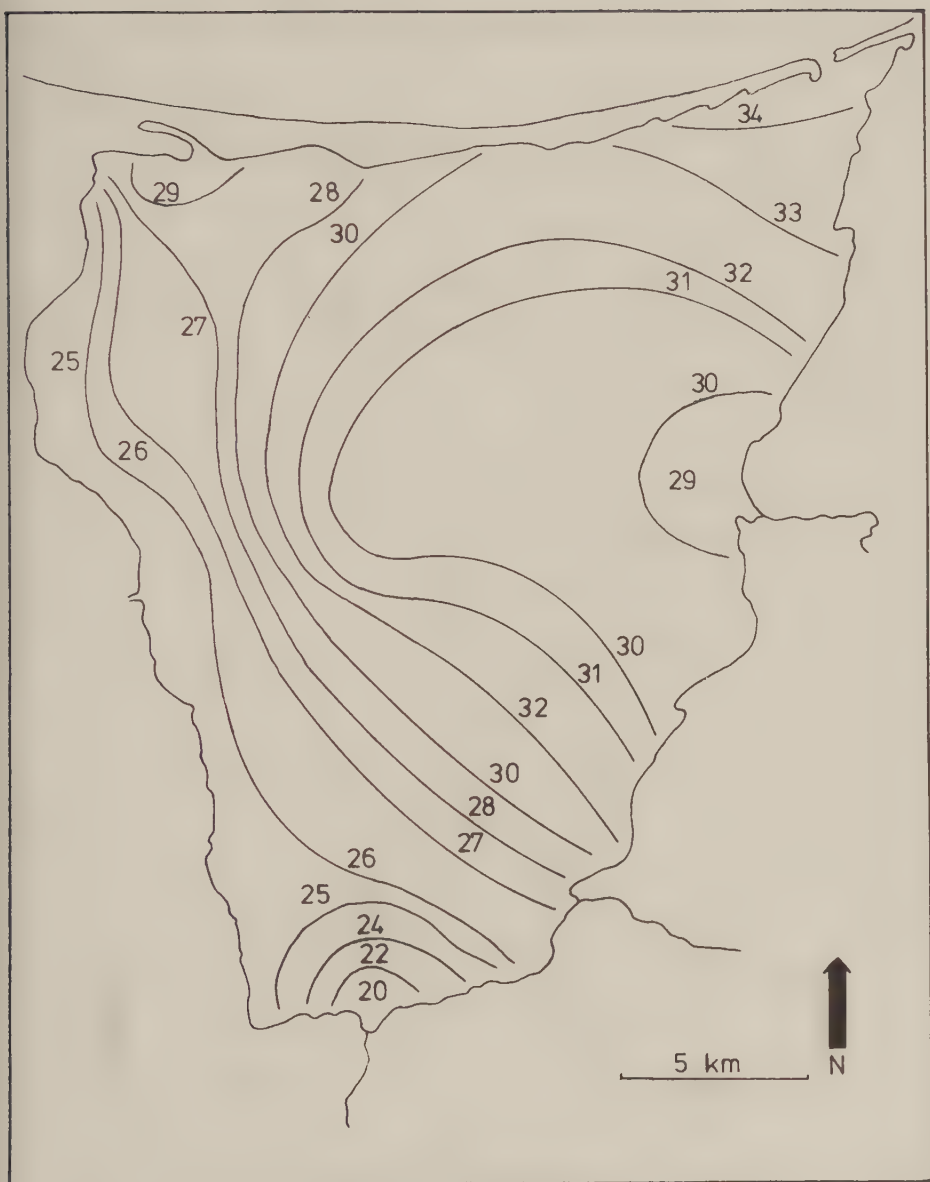


Abb. 24. Verlauf der Temperatur und pH-Werte von Januar 1978 bis Februar 1979 und von Oktober 1980 bis Juli 1981.
 o---o Durchschnittswerte von 4 Proben, ●---● einmalige monatliche Proben.



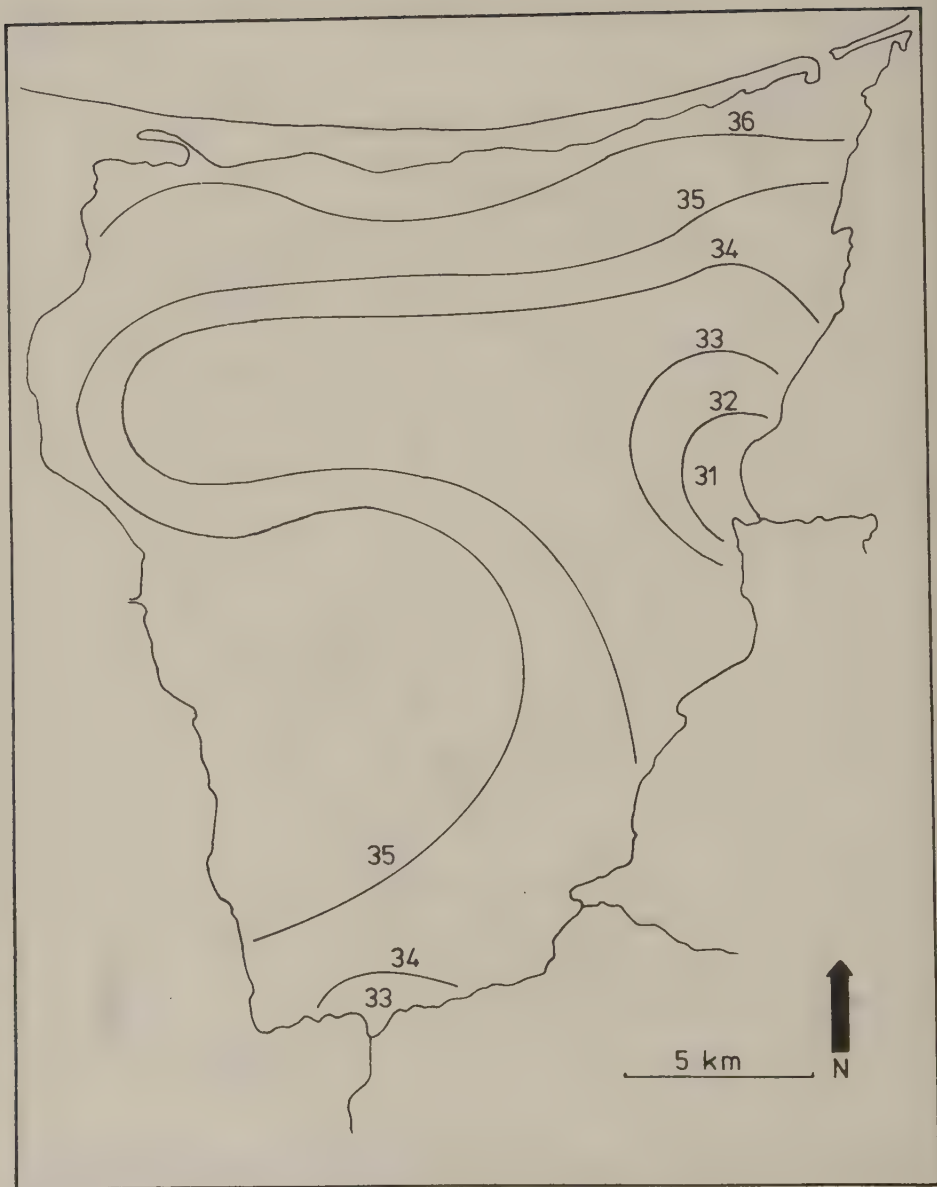
Januar

Abb. 25. Verteilung der Isohalinen (in ‰) in der Cienaga Grande im Januar 1978. Zur Charakterisierung der Isohalinen wurden einmal wöchentlich Salinitätsmessungen an den 24 Untersuchungsstellen durchgeführt.



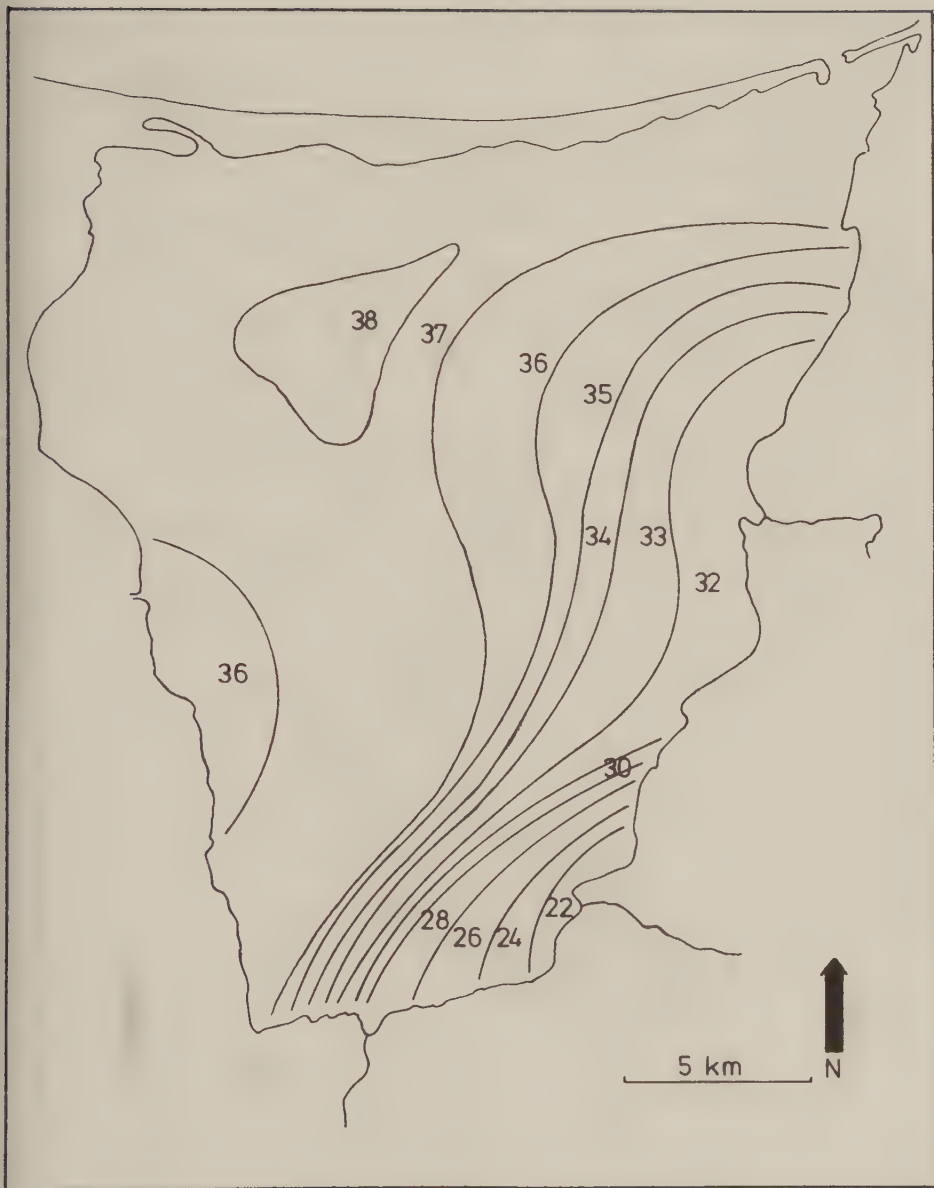
Februar

Abb. 26. Verteilung der Isohalinen (in ‰) in der Cienaga Grande im Februar 1978. Zur Charakterisierung der Isohalinen wurden einmal wöchentlich Salinitätsmessungen an den 24 Untersuchungsstellen durchgeführt.



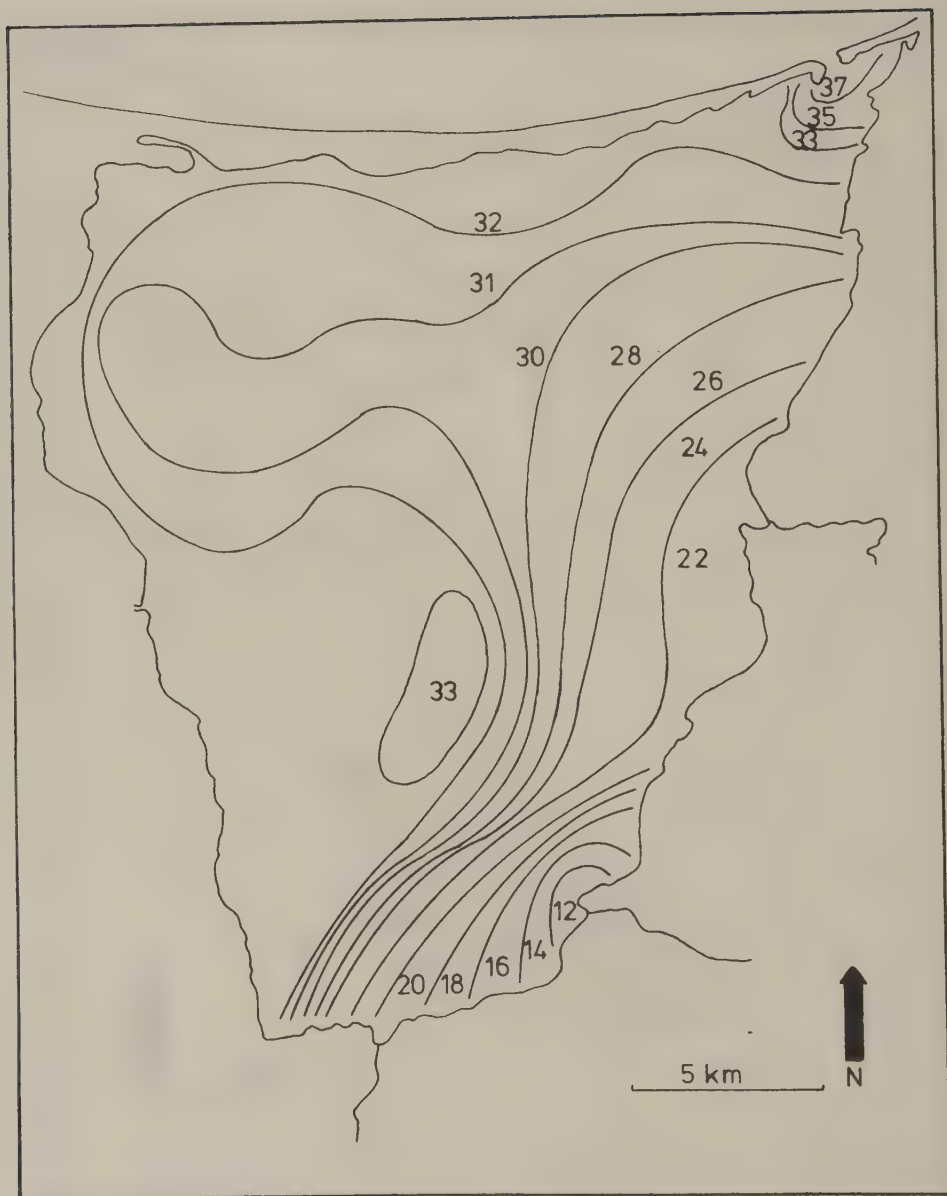
März

Abb. 27. Verteilung der Isohalinen (in ‰) in der Cienaga Grande im März 1978. Zur Charakterisierung der Isohalinen wurden einmal wöchentlich Salinitätsmessungen an den 24 Untersuchungsstellen durchgeführt.



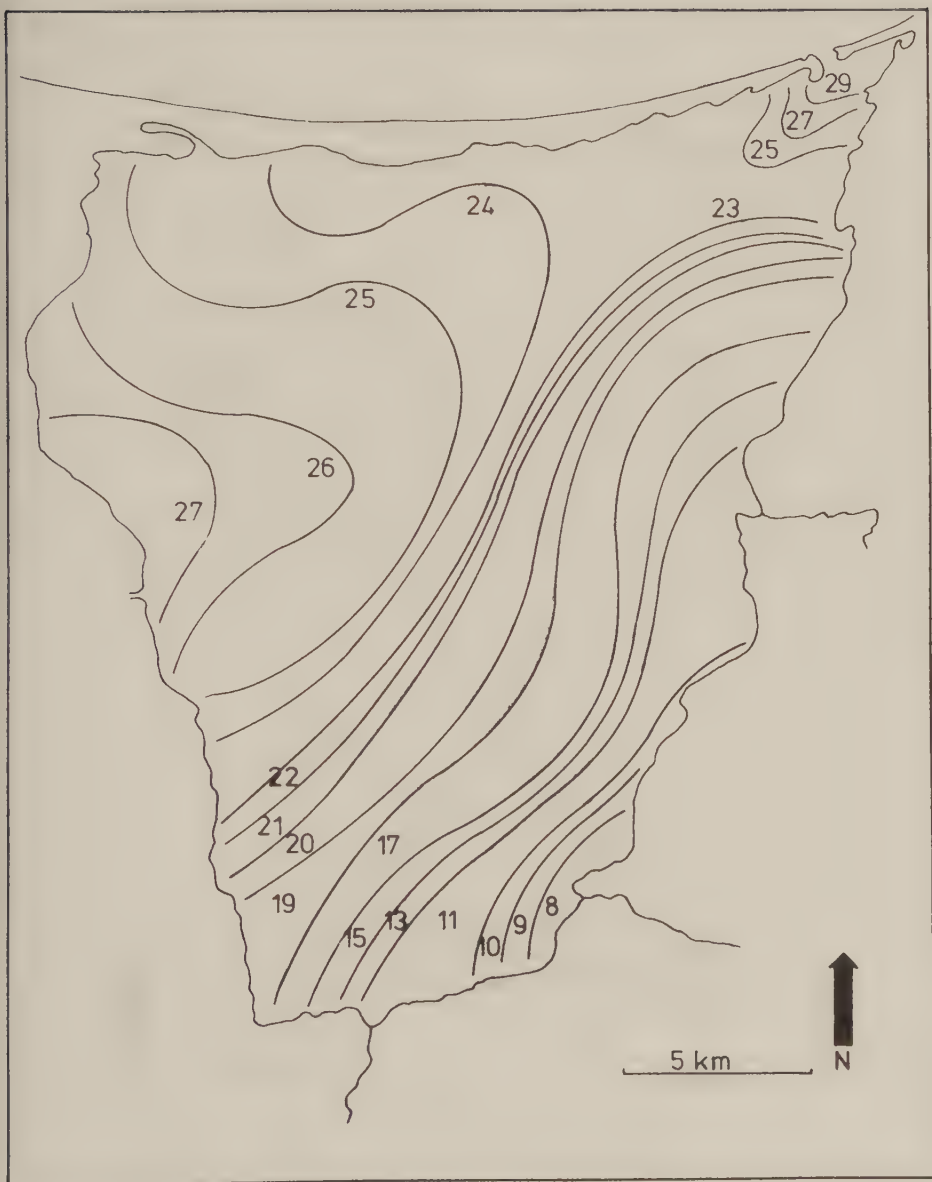
April

Abb. 28. Verteilung der Isohalinen (in ‰) in der Cienaga Grande im April 1978. Zur Charakterisierung der Isohalinen wurden einmal wöchentlich Salinitätsmessungen an den 24 Untersuchungsstellen durchgeführt.



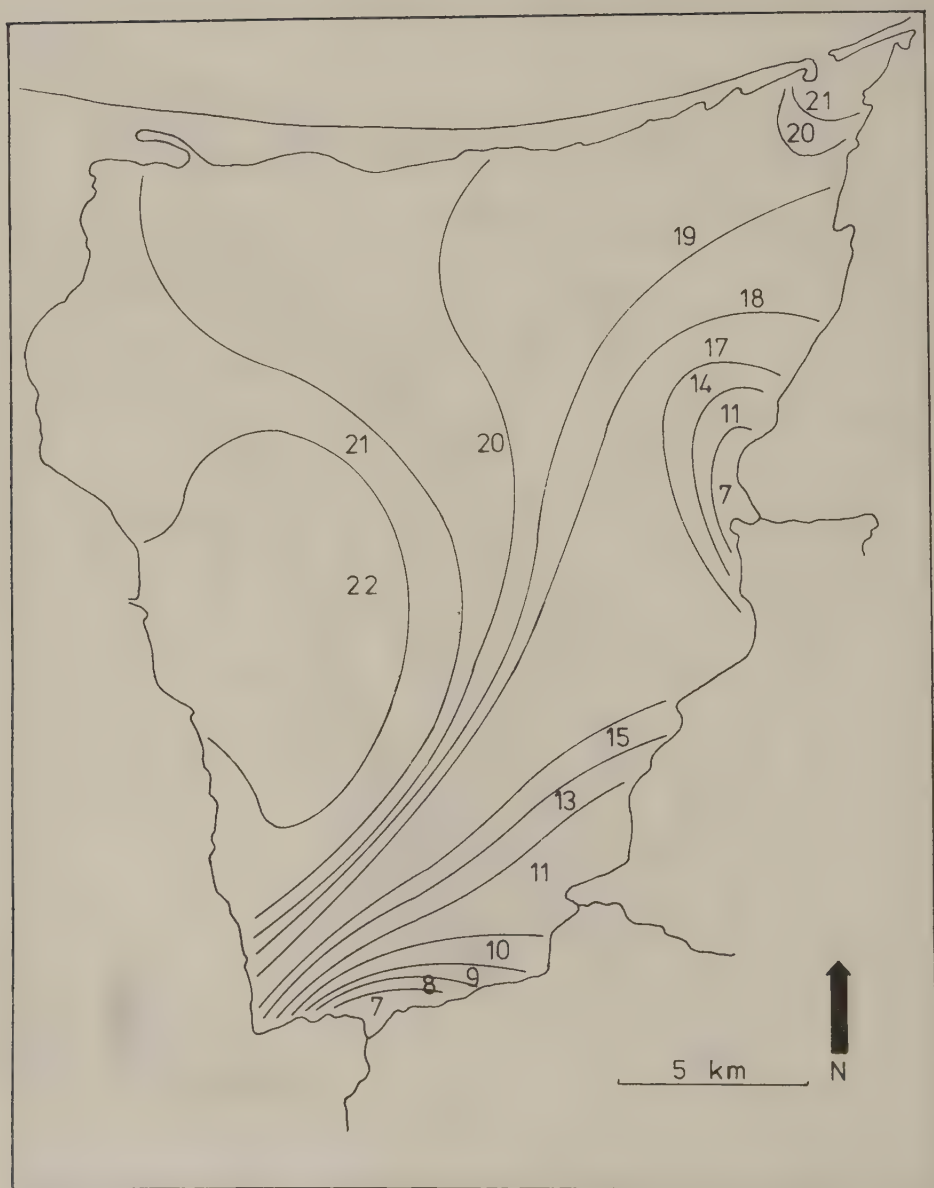
Mai

Abb. 29. Verteilung der Isohalinen (in ‰) in der Cienaga Grande im Mai 1978. Zur Charakterisierung der Isohalinen wurden einmal wöchentlich Salinitätsmessungen an den 24 Untersuchungsstellen durchgeführt.



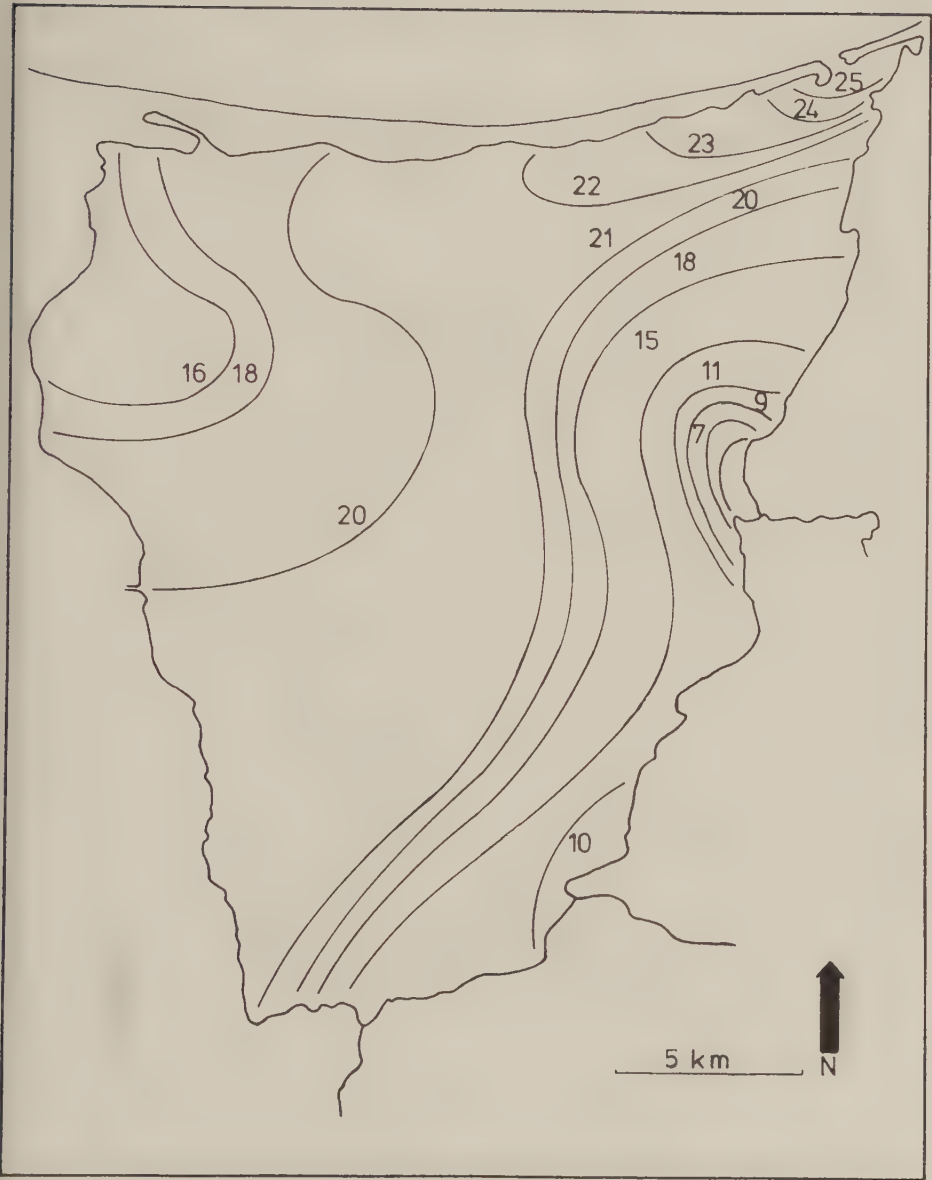
Juni

Abb. 30. Verteilung der Isohalinen (in ‰) in der Cienaga Grande im Juni 1978. Zur Charakterisierung der Isohalinen wurden einmal wöchentlich Salinitätsmessungen an den 24 Untersuchungsstellen durchgeführt.



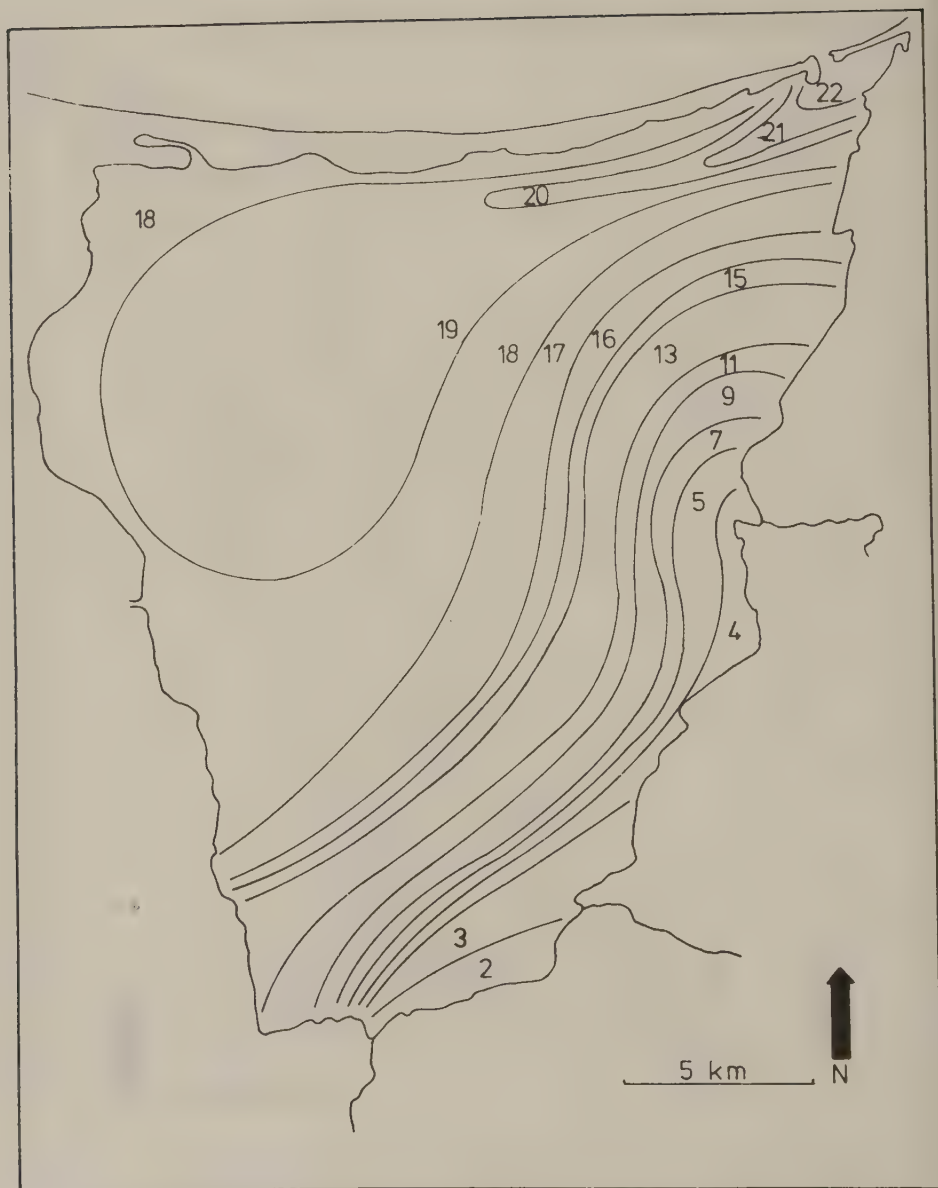
Juli

Abb. 31. Verteilung der Isohalinen (in ‰) in der Cienaga Grande im Juli 1978. Zur Charakterisierung der Isohalinen wurden einmal wöchentlich Salinitätsmessungen an den 24 Untersuchungsstellen durchgeführt.



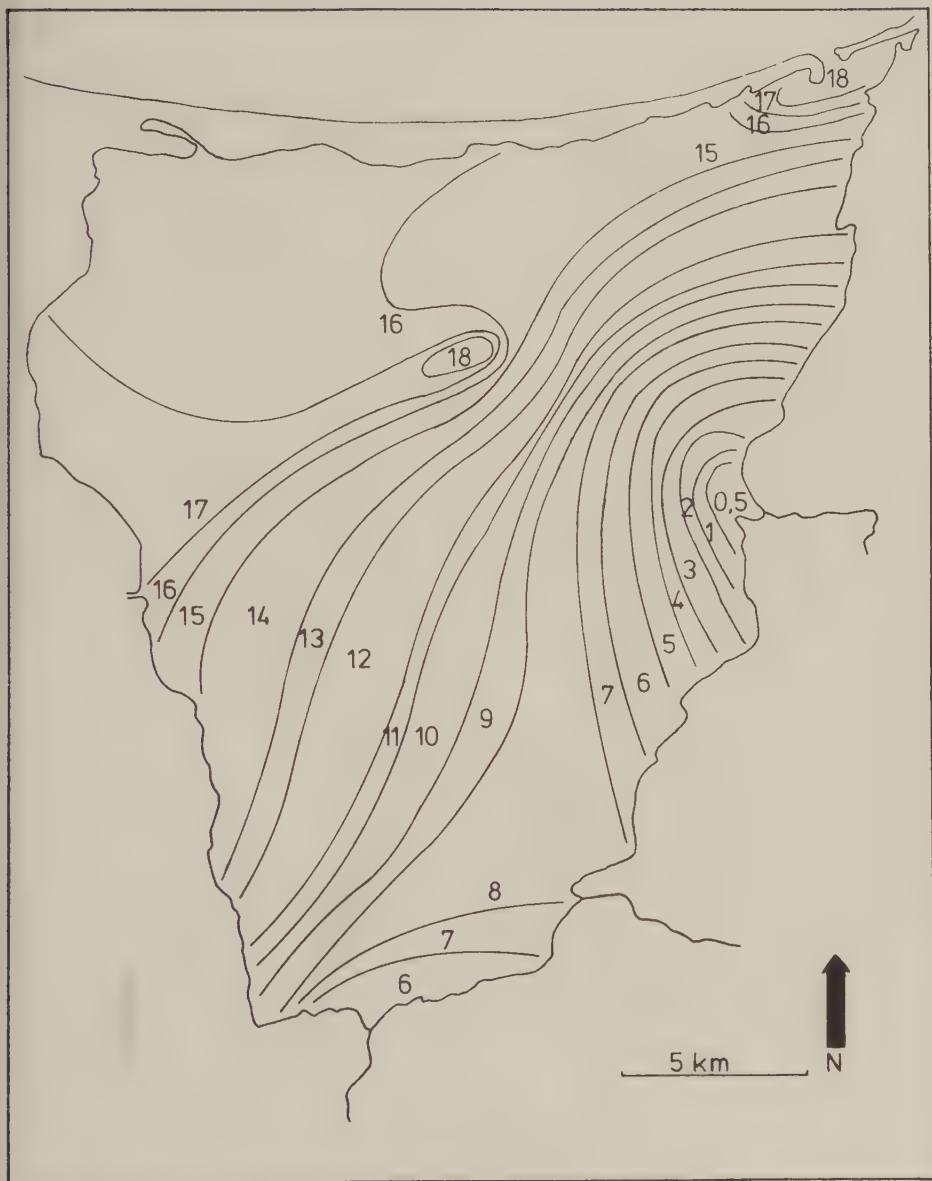
August

Abb. 32. Verteilung der Isohalinen (in ‰) in der Cienaga Grande im August 1978. Zur Charakterisierung der Isohalinen wurden einmal wöchentlich Salinitätsmessungen an den 24 Untersuchungsstellen durchgeführt.



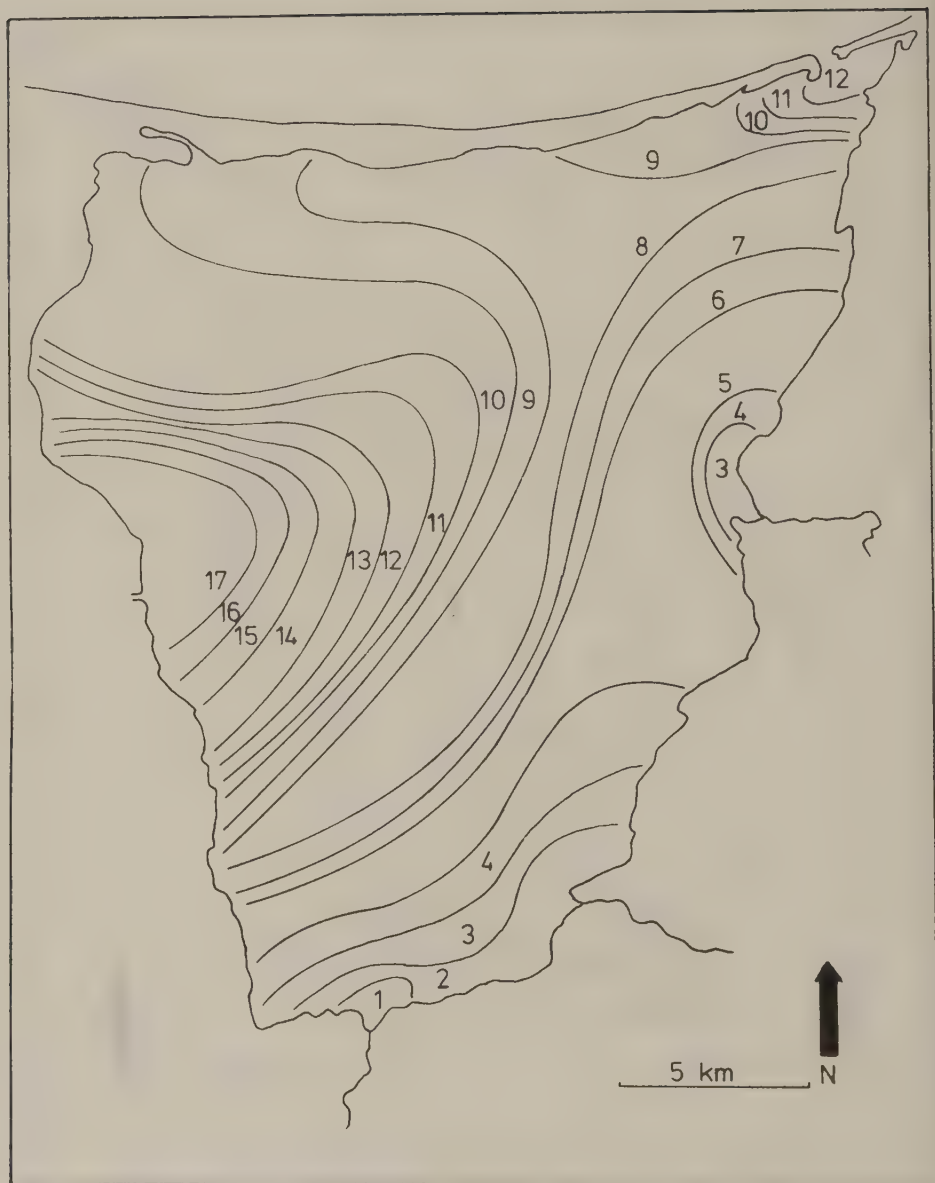
September

Abb. 33. Verteilung der Isohalinen (in ‰) in der Ciénaga Grande im September 1978. Zur Charakterisierung der Isohalinen wurden einmal wöchentlich Salinitätsmessungen an den 24 Untersuchungsstellen durchgeführt.



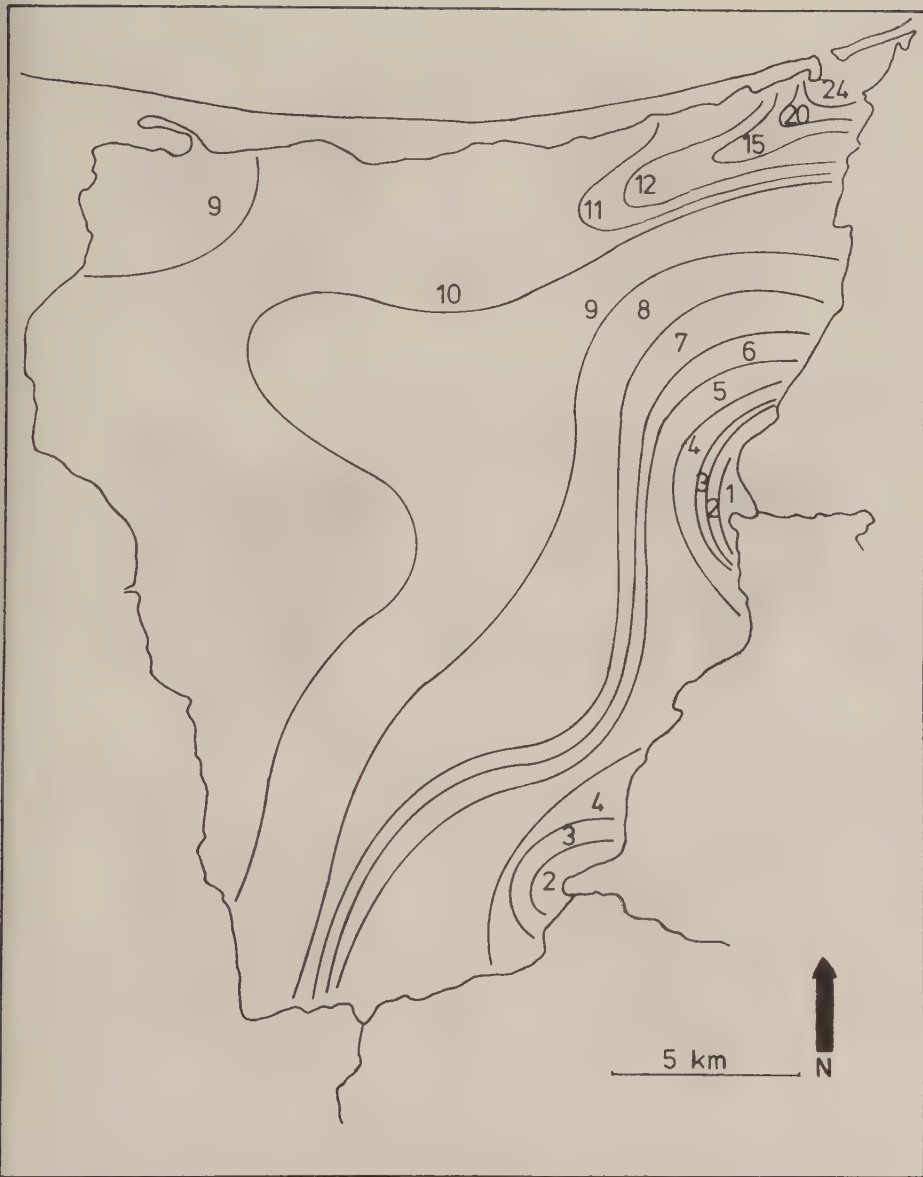
Oktober

Abb. 34. Verteilung der Isohalinen (in ‰) in der Cienaga Grande im Oktober 1978. Zur Charakterisierung der Isohalinen wurden einmal wöchentlich Salinitätsmessungen an den 24 Untersuchungsstellen durchgeführt.



November

Abb. 35. Verteilung der Isohalinen (in ‰) in der Cienaga Grande im November 1978. Zur Charakterisierung der Isohalinen wurden einmal wöchentlich Salinitätsmessungen an den 24 Untersuchungsstellen durchgeführt.



Dezember

Abb. 36. Verteilung der Isohalinen (in ‰) in der Cienaga Grande im Dezember 1978. Zur Charakterisierung der Isohalinen wurden einmal wöchentlich Salinitätsmessungen an den 24 Untersuchungsstellen durchgeführt.

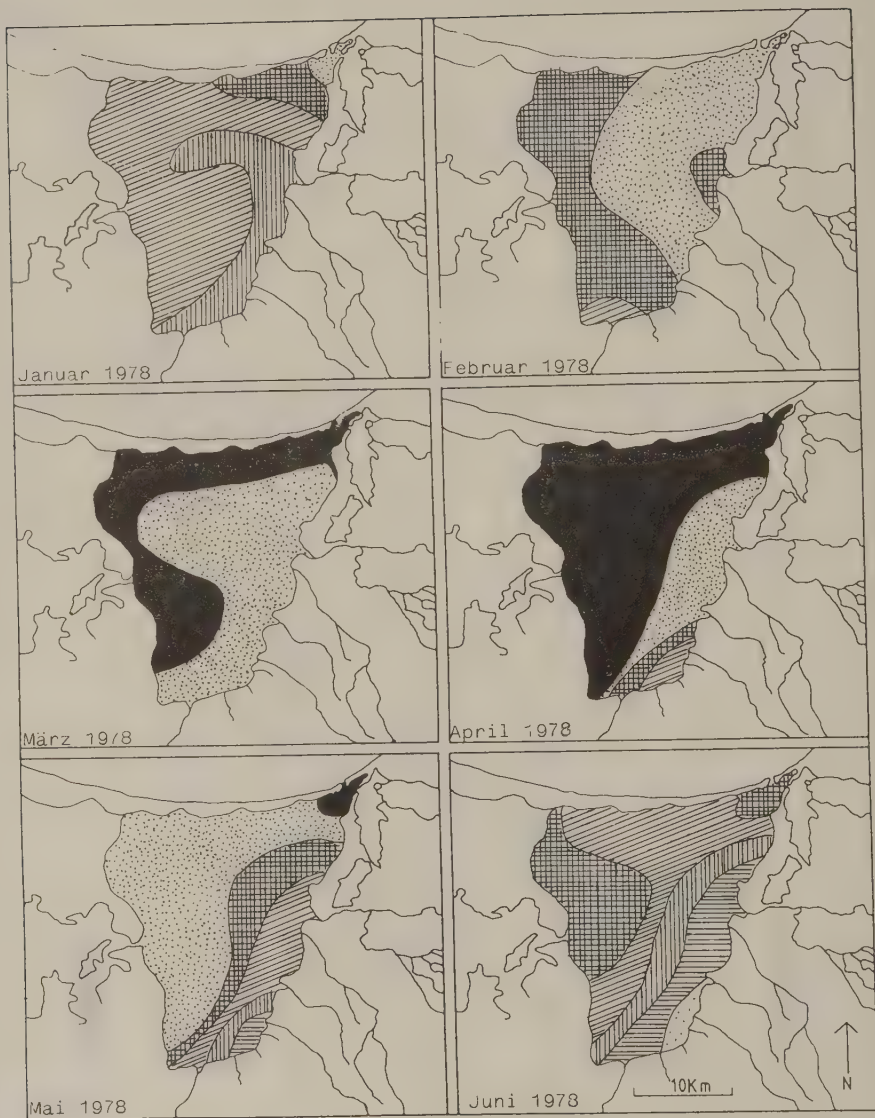
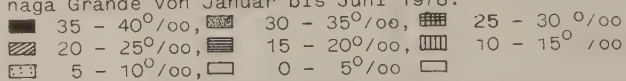


Abb. 37 (1). Horizontale Verteilung der Salinität in ‰ in der Cienaga Grande von Januar bis Juni 1978.



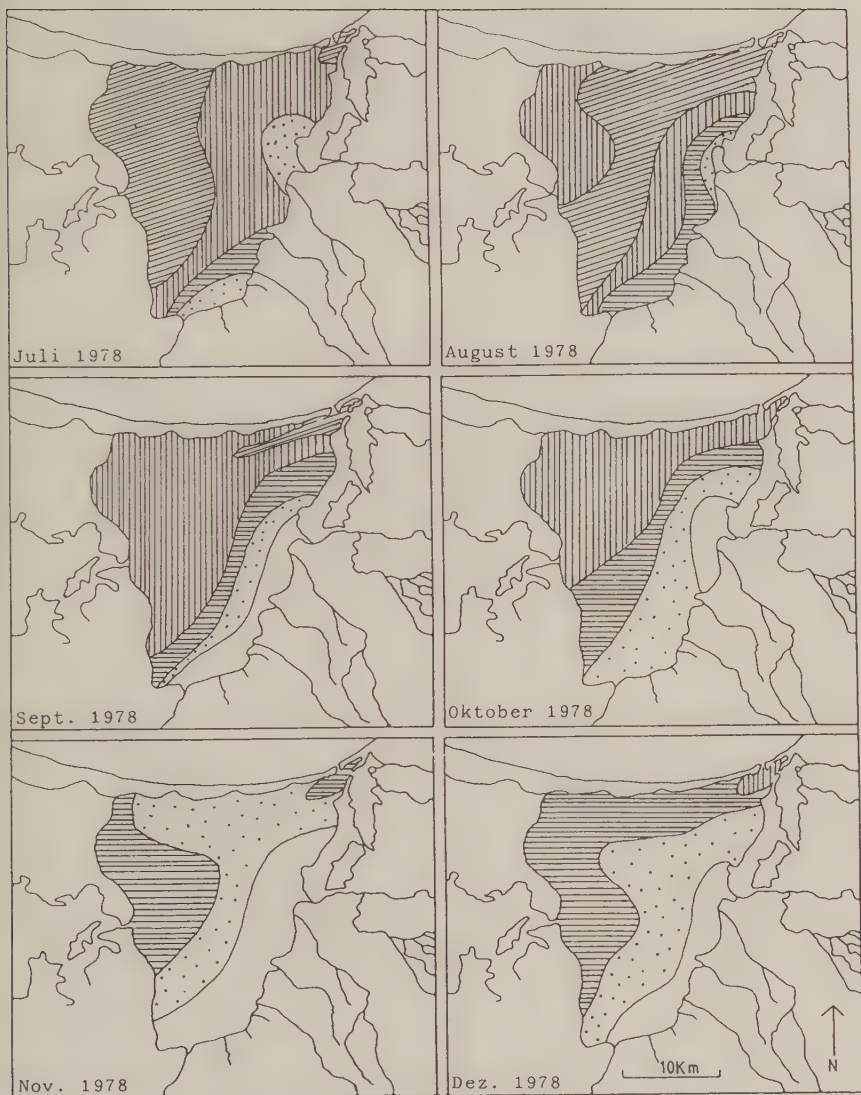


Abb. 37 (2). Horizontale Verteilung der Salinität in ‰ in der Cienaga Grande von Juni bis Dezember 1978.

■ 35 - 40‰, ▨ 30 - 35‰, ▩ 25 - 30‰
 ▤ 20 - 25‰, ▥ 15 - 20‰, ▦ 10 - 15‰
 ▧ 5 - 10‰, □ 0 - 5‰

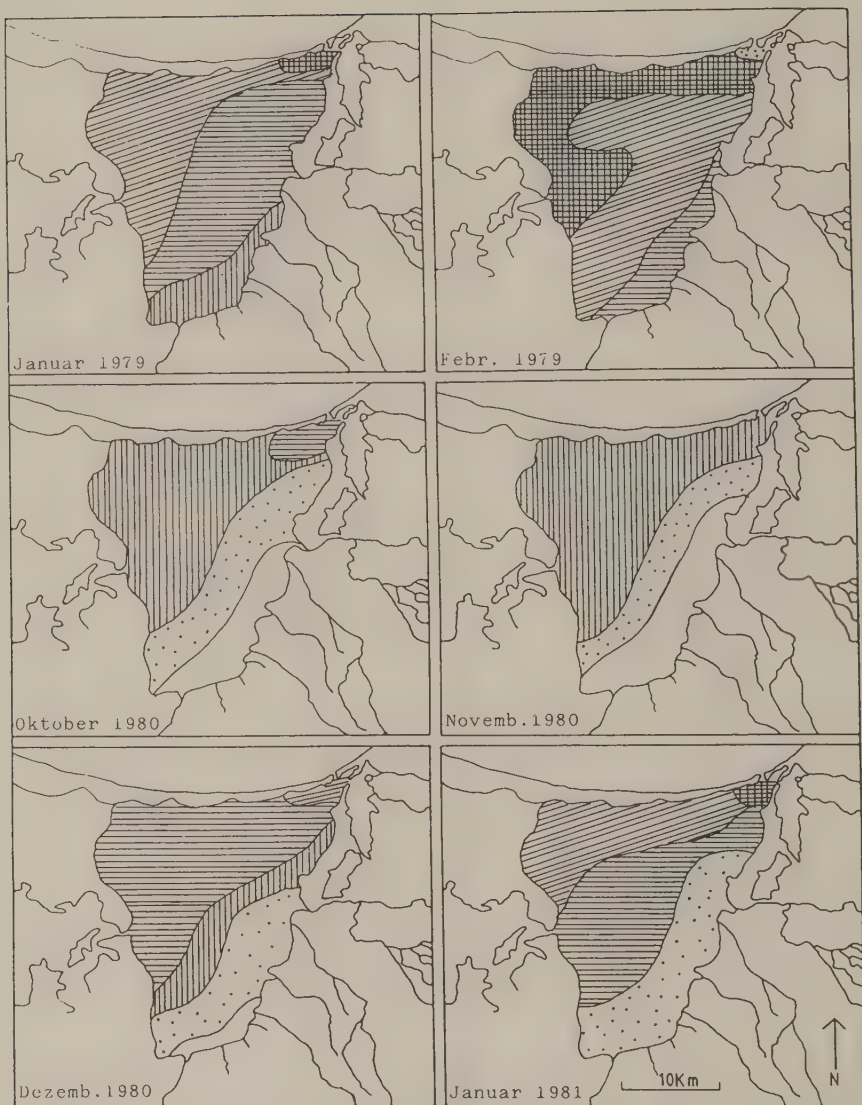


Abb. 37 (3). Horizontale Verteilung der Salinität in ‰ in der Cienaga Grande im Januar und Februar 1979 sowie von Oktober 1980 bis Januar 1981.

■ 35 - 40‰, ▨ 30 - 35‰, ▩ 25 - 30‰
 ▤ 20 - 25‰, ▧ 15 - 20‰, ▨ 10 - 15‰
 ▩ 5 - 10‰, □ 0 - 5‰.

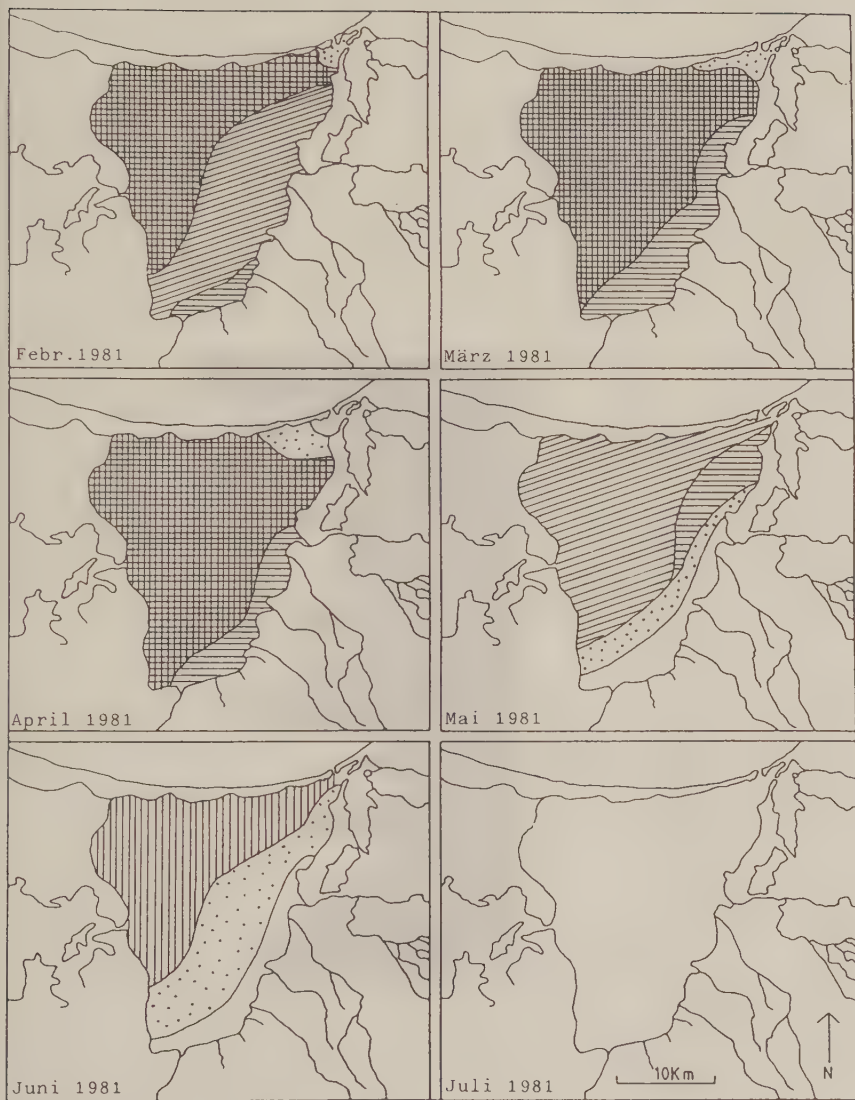


Abb. 37 (4). Horizontale Verteilung der Salinität in ‰ in der Cienaga Grande von Februar bis Juli 1981.

■ 35 - 40‰	▨ 30 - 35‰	▩ 25 - 30‰
▧ 20 - 25‰	▦ 15 - 20‰	▤ 10 - 15‰
▣ 5 - 10‰	□ 0 - 5‰	

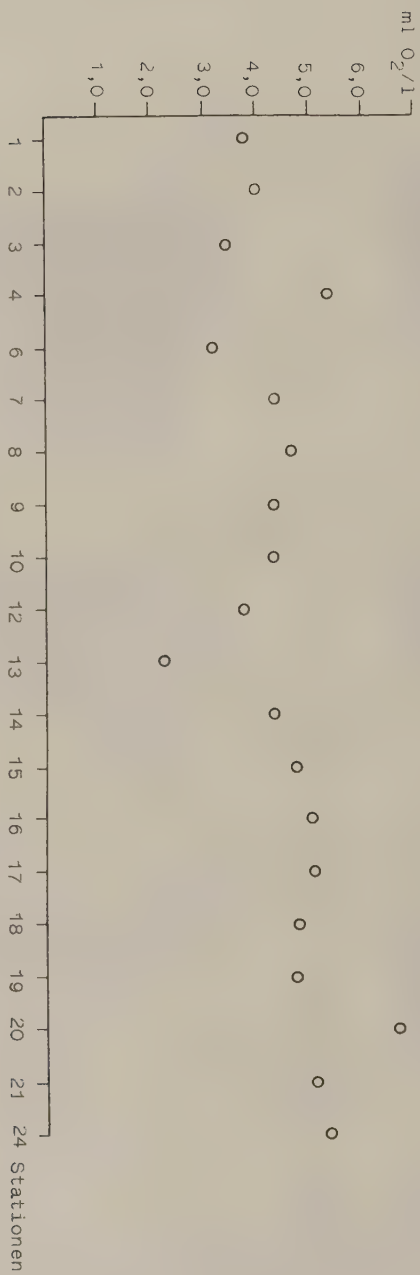


Abb. 38. Sauerstoffgehalt der Wasseroberfläche in der Cienaga Grande.
(Nach Messungen am 23. März 1978)

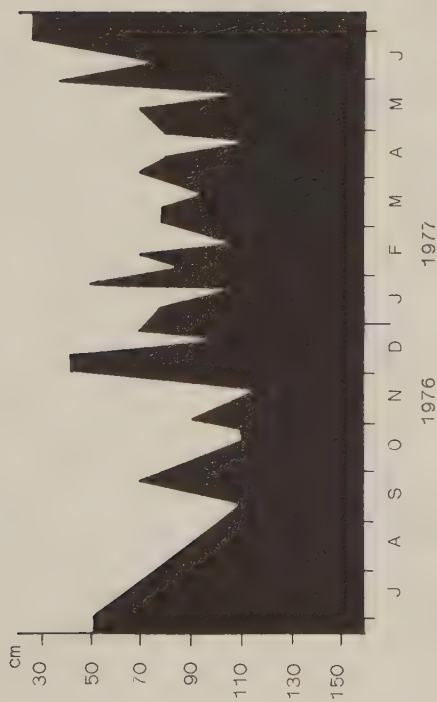


Abb. 39. Sichtweite an Untersuchungsstelle 2
von Juli 1976 bis Juni 1977.
(Palacio-Perez, 1977)

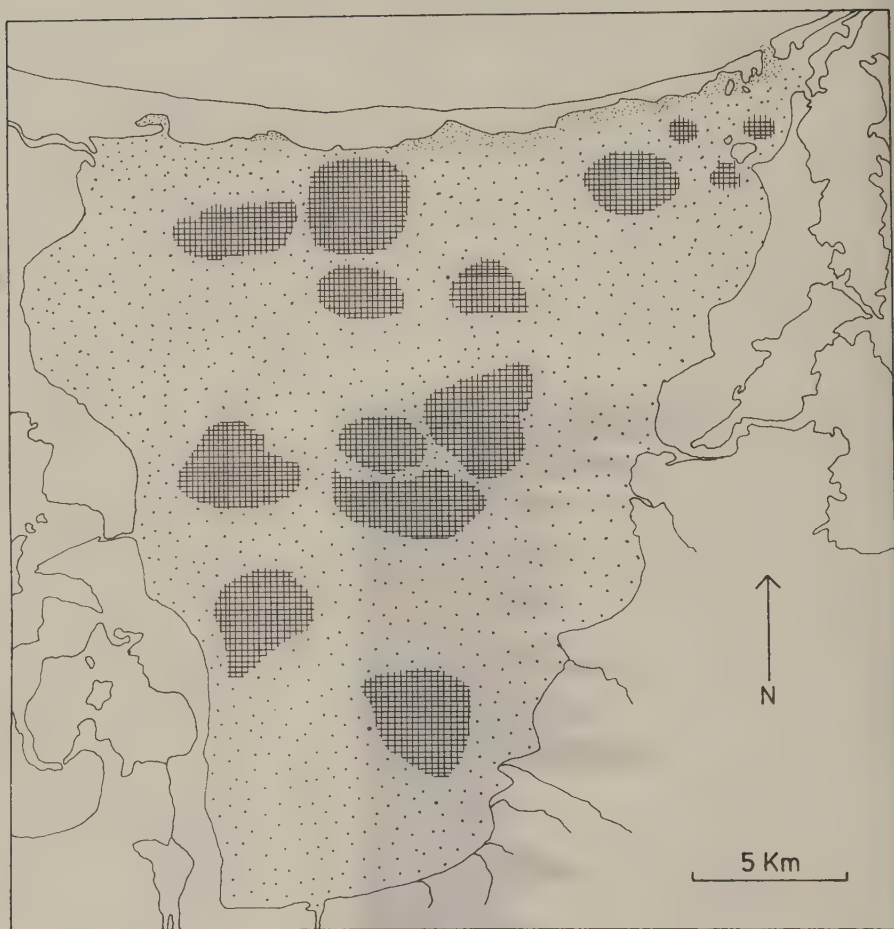


Abb. 40. Verteilung der Substrate in der Cienaga Grande.

 Schlammboden,
  Sand,
  Austernbänke

Tab.1. Verteilung der Makroinvertebraten auf die Substrate der Cienaga

INVERTEBRATEN	SUBSTRATE							
	Fels	Mangroven	Austernbänke	Sand	Schlamm-Schill	Schlamm-Sand	Algen	Schwimmpflanzen
CNIDARIA - Hydrozoa								
<i>Calyptospadix cerula</i>	●	●●	●					
<i>Obelia tottoni</i>	●	●	●●				●	
<i>Obelia dichotoma</i>		●	●●				●	
<i>Perigonimus repens</i>								
CNIDARIA - Anthozoa								
<i>Aiptasia tagetes</i>		●●	●●				●	
ANNELIDA - Polychaeta								
<i>Lepidonotus variabilis</i>			●					
<i>Pareurythoe americana</i>			●					
<i>Neanthes succinea</i>		●	●●	●	●			
<i>Polydora websteri</i>			●●●					
<i>Sabellaria floridensis</i>			●					
<i>Branchiomma nigromaculata</i>		●	●●					
<i>Sabella microphthalma</i>			●					
<i>Sabella melanostigma</i>			●					
<i>Hydroides</i> sp.	●		●●					
<i>Loimia medusa</i>			●					
MOLLUSCA - Gastropoda - Prosobranchia								
<i>Nerita tessellata</i>	●							
<i>Neritina virginea</i>		●	●●		●		●	
<i>Ampullarius porphyrostomus</i>								●
<i>Marisa cornuarietis</i>								●
<i>Littorina angulifera</i>		●●						
<i>Pyrgophorus parvulus</i>								●
<i>Crepidula plana</i>		●	●●					
<i>Crepidula convexa</i>	●		●					
<i>Natica marochiensis</i>							●	

● vereinzelt, ● häufig, ● massenhaft

Tab.1 (1.Fortsetzung). Verteilung der Makroinvertebraten auf die Substrate der Cienaga

INVERTEBRATEN	SUBSTRATE						
	Fels	Mangroven	Austernbänke	Sand	Schlamm-Schill	Schlamm-Sand	Algen
<i>Thais haemastoma floridiana</i>	●	●	●				
<i>Thais trinitatensis</i>	●	●	●				
<i>Urechis obesa</i>			●		●		
<i>Melongena melongena</i>	●	●	●				
<i>Nassarius viridescens</i>			●		●		●
MOLUSCA - <i>Nassariopsis</i>							
<i>Latia striata</i>						●	●
<i>Haminoea succinea</i>					●		
PULMONATA - <i>Physa</i>							
<i>Physa</i>		●				●	
MOLUSCA - Bivalvia							
<i>Anadara ovalis</i>			●	●			
<i>Anadara brasiliana</i>						●	
<i>Brachiodontes exustus</i>	●	●	●				
<i>Isognomon alatus</i>	●	●	●				
<i>Trassostrea rhizophorae</i>	●	●	●		●		
<i>Mytilopsis sallei</i>	●	●	●		●		
<i>Polymesoda arcuata</i>			●	●	●		
<i>Chione cancellata</i>			●			●	
<i>Chione subrostrata</i>					●		
<i>Anomalocardia brasiliana</i>				●		●	
<i>Protothaca pectorina</i>				●			
<i>Tellina diantha</i>					●		
<i>Tagelus plebeius</i>					●		
<i>Sphaerium nitidum</i>			●				
<i>Corbula caribaea</i>						●	
<i>Marteina striata</i>		●					
<i>Bankia cimbriatula</i>		●					

● vereinzelt, ● häufig, ● massenhaft

Tab. 1 (2.Fortsetzung). Verteilung der Makroinvertebraten auf die Substrate der Cienaga

I N V E R T E B R A T E N	SUBSTRATE							
	Fels	Mangroven	Austernbänke	Sand	Schlamm-Schill	Schlamm-Sand	Algen	Schwimmpflanzen
CRUSTACEA - Cirripedia								
Balanus amphitrite niveus	●	●	●		●			
CRUSTACEA - Isopoda								
Sphaeroma sp.		●						
CRUSTACEA - Decapoda								
Penaeus aztecus			●	●	●		●	
Penaeus schmitti			●	●	●		●	
Penaeus duorarum			●	●	●		●	
Xiphopenaeus kroyeri					●			
Sicyonia dorsalis			●					
Brachycarpus biunguiculatus			●					
Macrobrachium acanthurus			●					
Palaemon northropi			●			●	●	●
Alpheus heterochaelis		●	●		●		●	
Synalpheus fritzmuelleri			●					
Hippolyte curacoensis			●					
Lysmata wurdemanni			●					
Upogebia annae					●			
Panulirus argus		●	●					
Petrolisthes armatus		●	●					
Pisidia brasiliensis			●					
Clibanarius vittatus	●	●	●		●			
Clibanarius cubensis	●	●	●					
Dardanus fuscus			●					
Callinectes sapidus		●	●	●	●	●		
Callinectes bocourti		●	●	●	●	●		
Callinectes danae		●	●	●	●	●		
Arenaeus cribrarius					●			
Chlorodiella longimana					●			
Eurypanopeus dissimilis		●	●		●			
Menippe nodifrons			●		●			
Panopeus americanus		●	●		●			

● vereinzelt, ● häufig, ● massenhaft

Tab. 1 (3.Fortsetzung). Verteilung der Makroinvertebraten auf die Substrate der Cienaga

INVERTEBRATEN	SUBSTRATE							
	Fels	Mangroven	Austernbänke	Sand	Schlamm-Schill	Schlamm-Sand	Algen	Schwimmpflanzen
<i>Panopeus herbstii</i>			●		●			
<i>Glyptoplax</i> sp.		●	●		●			
<i>Goniopsis cruentata</i>		●						
<i>Grapsus grapsus</i>	●							
<i>Pachygrapsus gracilis</i>	●	●						
<i>Pachygrapsus transversus</i>	●	●						
<i>Aratus pisonii</i>		●						
<i>Sesarma angustipes</i>						●		
<i>Trichodactylus quinqueidentatus</i>								●
<i>Cardisoma guanhumi</i>		●				●		
<i>Gecarcinus lateralis</i>		●				●		
<i>Uca rapax</i>		●				●		
<i>Uca vocator</i>		●		●				●
<i>Esides cordatus</i>		●	●			●		
<i>Libinia</i> sp.			●					
<i>Mithrax pilosus</i>					●			
<i>Heterocrypta granulata</i>					●			
TENTACULATA - Brvozoa								
<i>Conopeum seurati</i>	●	●	●		●			
<i>Pasythea tulipifera</i>							●	

● vereinzelt, ● häufig, ● massenhaft

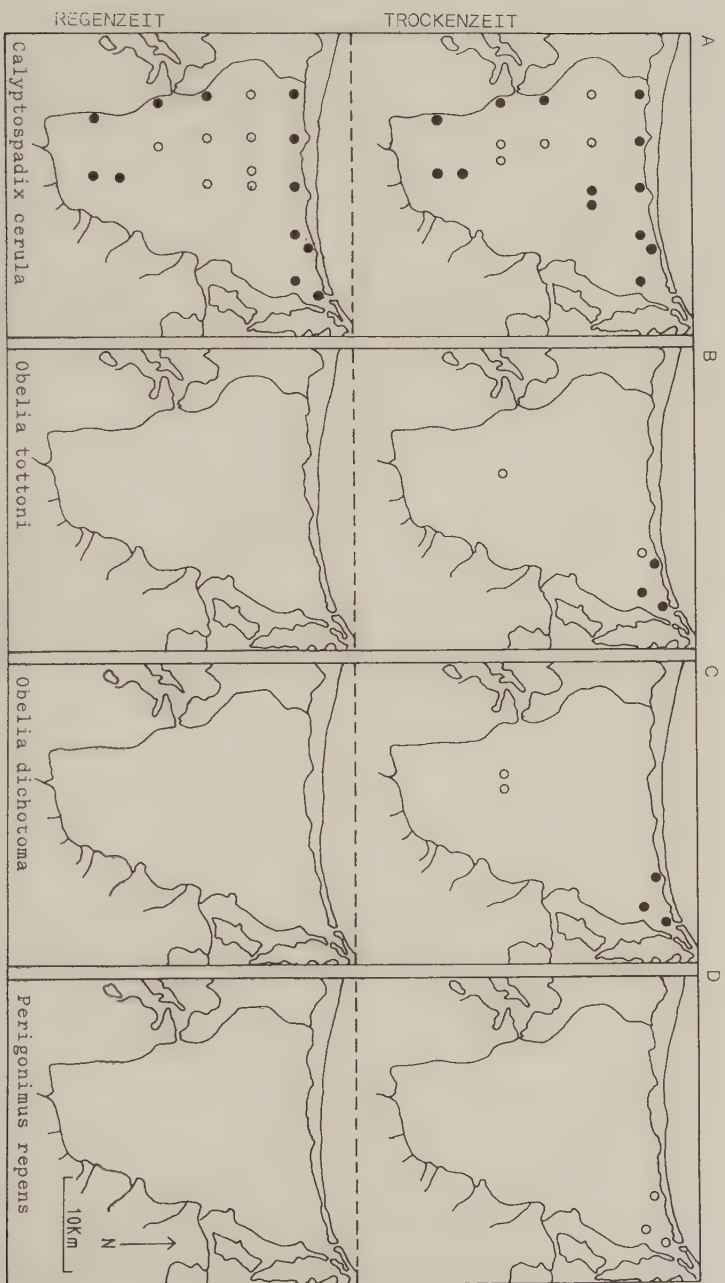


Abb. 41 (1). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande
 o vereinzelt, • häufig

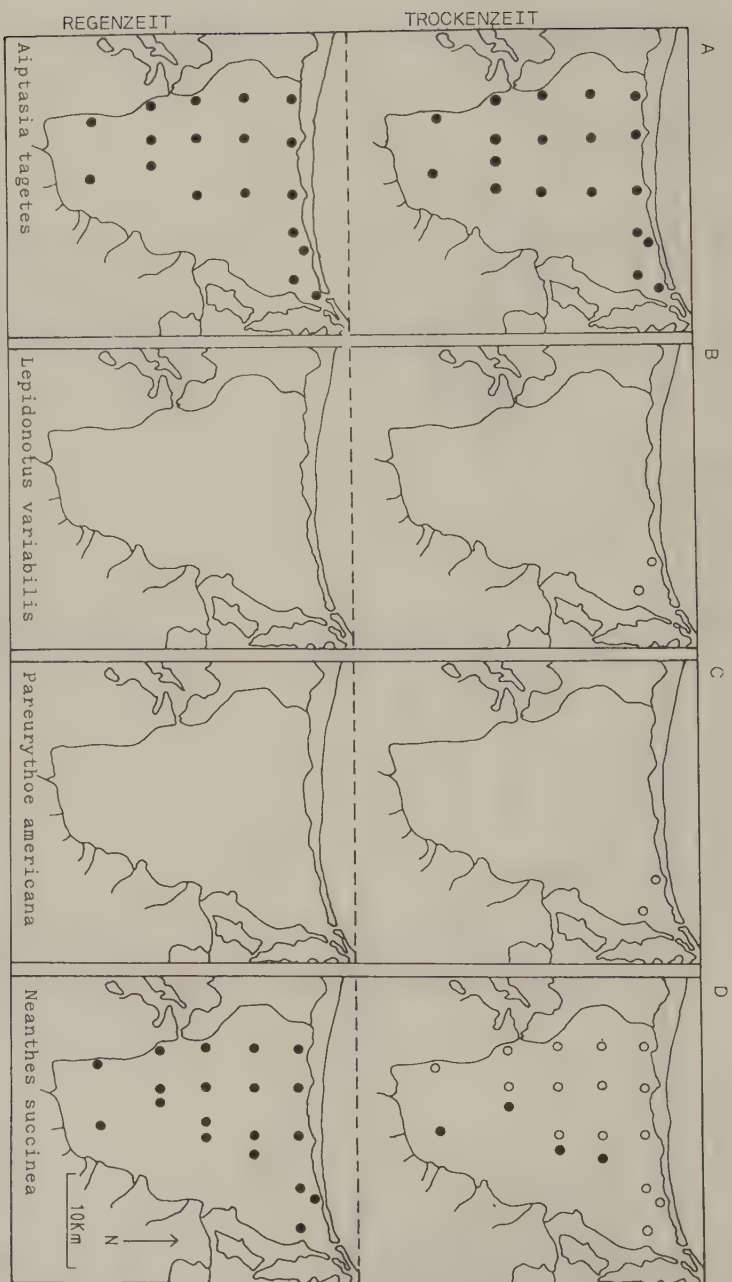


Abb. 41 (2). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande
 o vereinzelte, • häufig

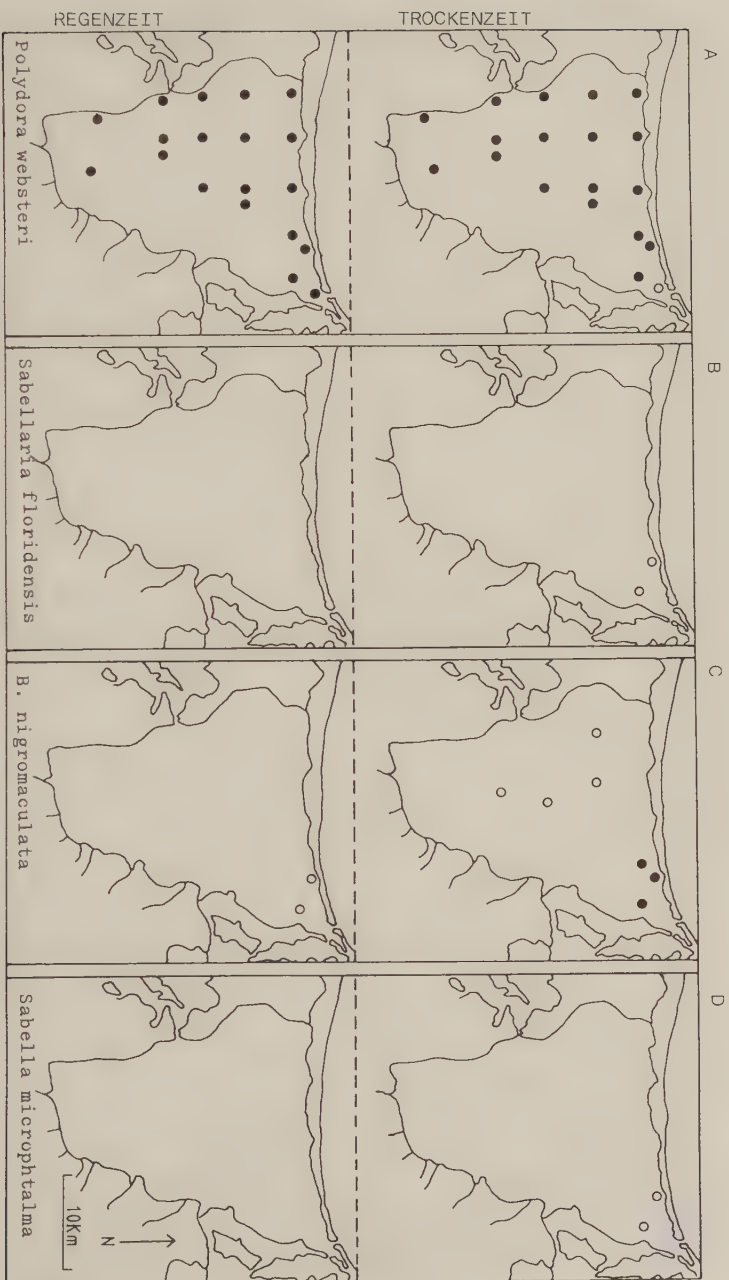


Abb. 41 (3). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande
 O vereinzelt, • häufig

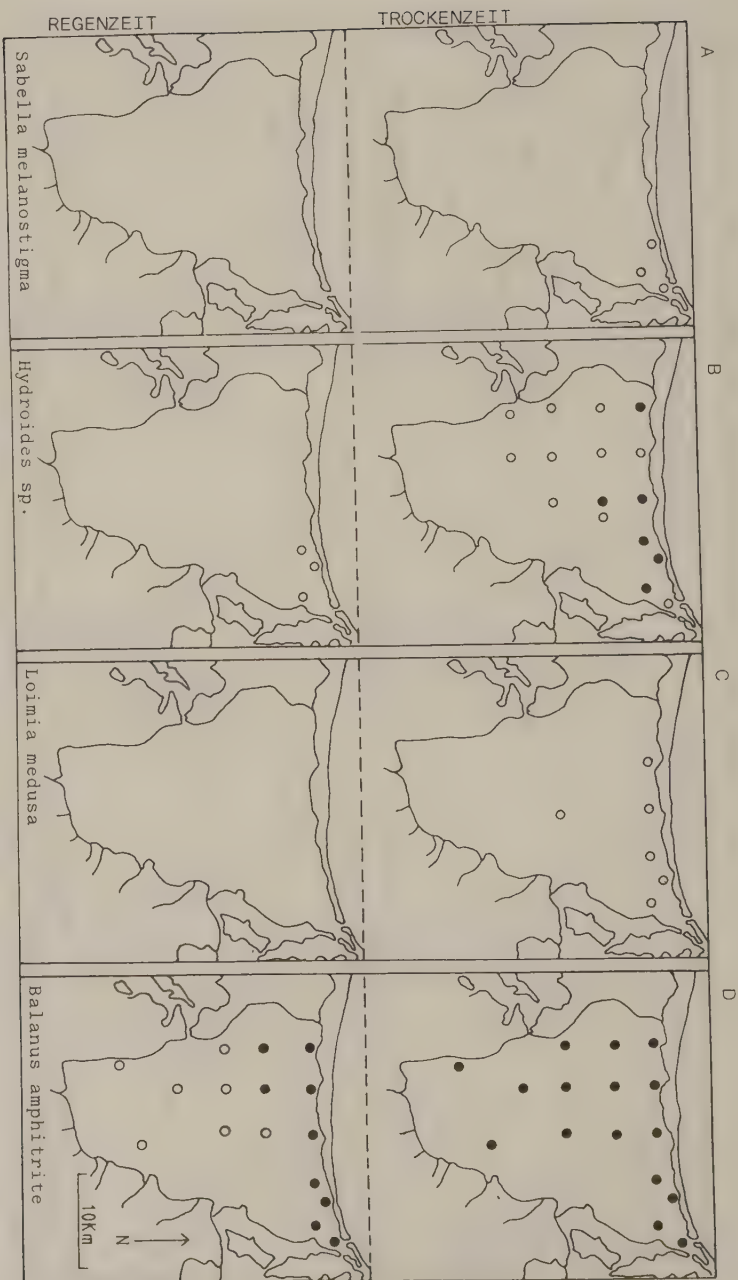


Abb. 41 (4). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande
 o vereinzelt, ● häufig

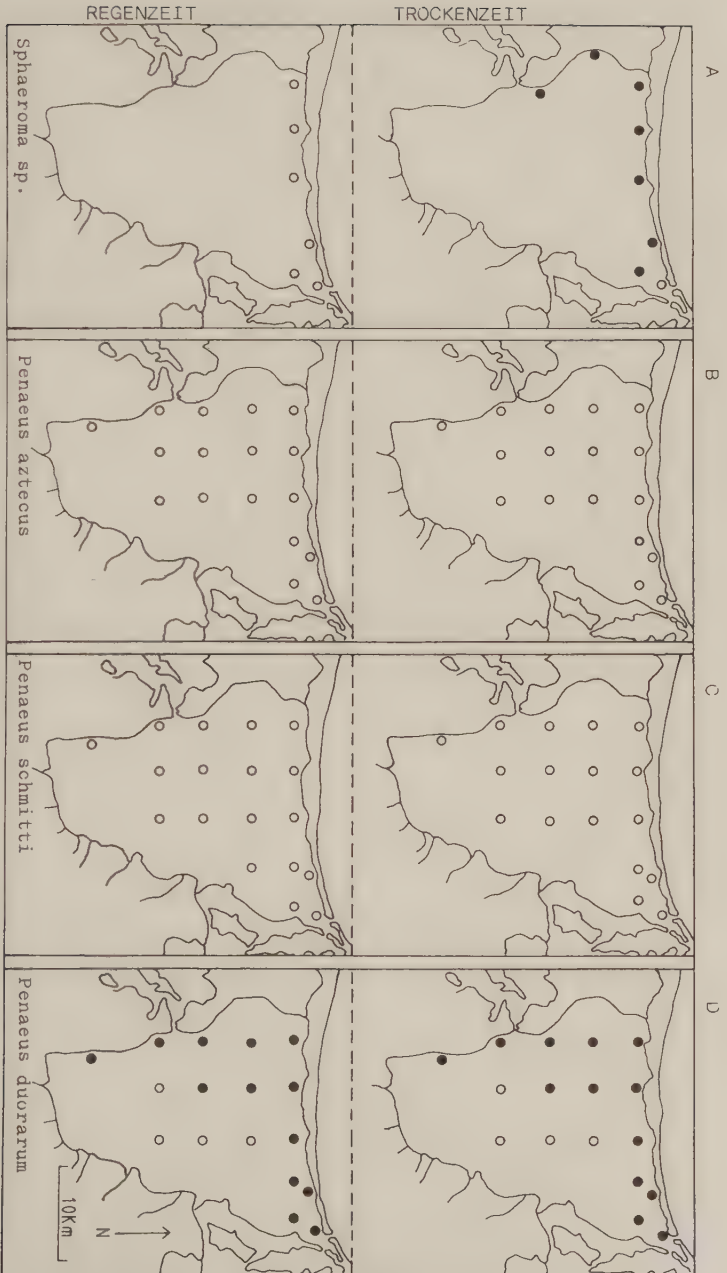


Abb. 41 (5). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande
 o vereinzelt, ● häufig

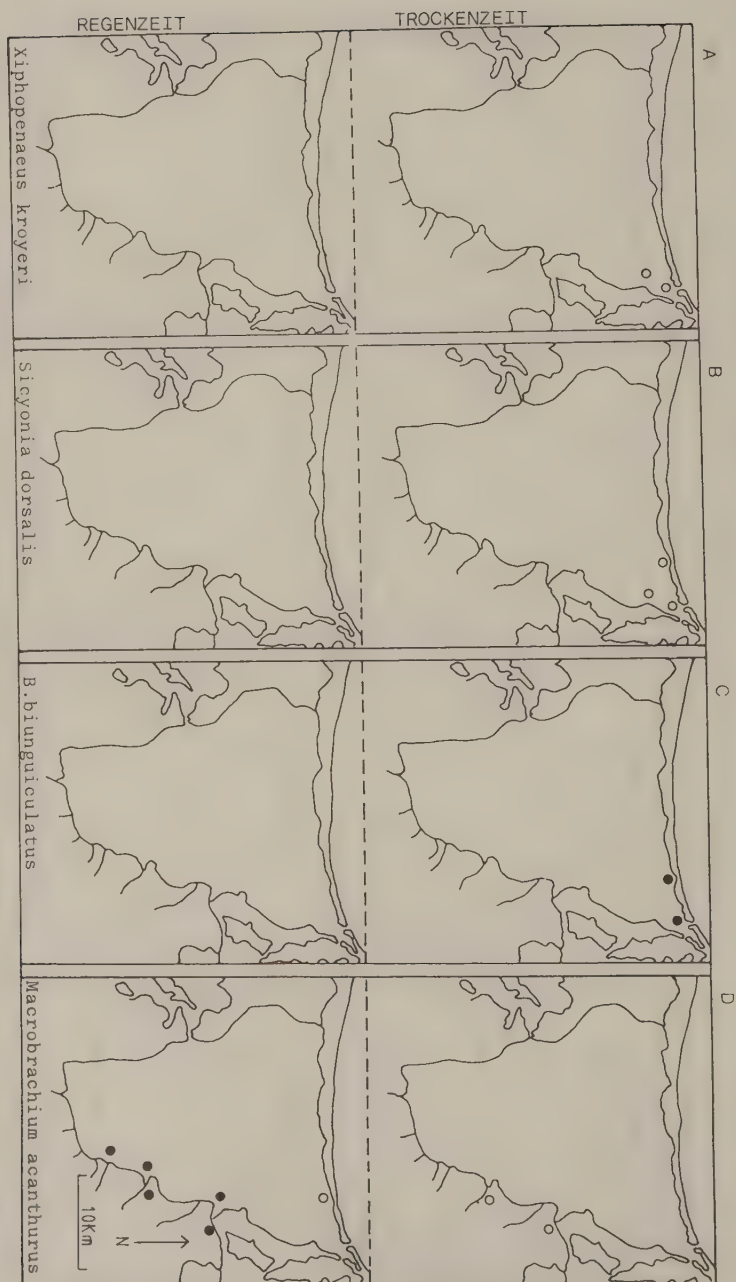


Abb. 41 (6). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande
 o vereinzelt, • häufig

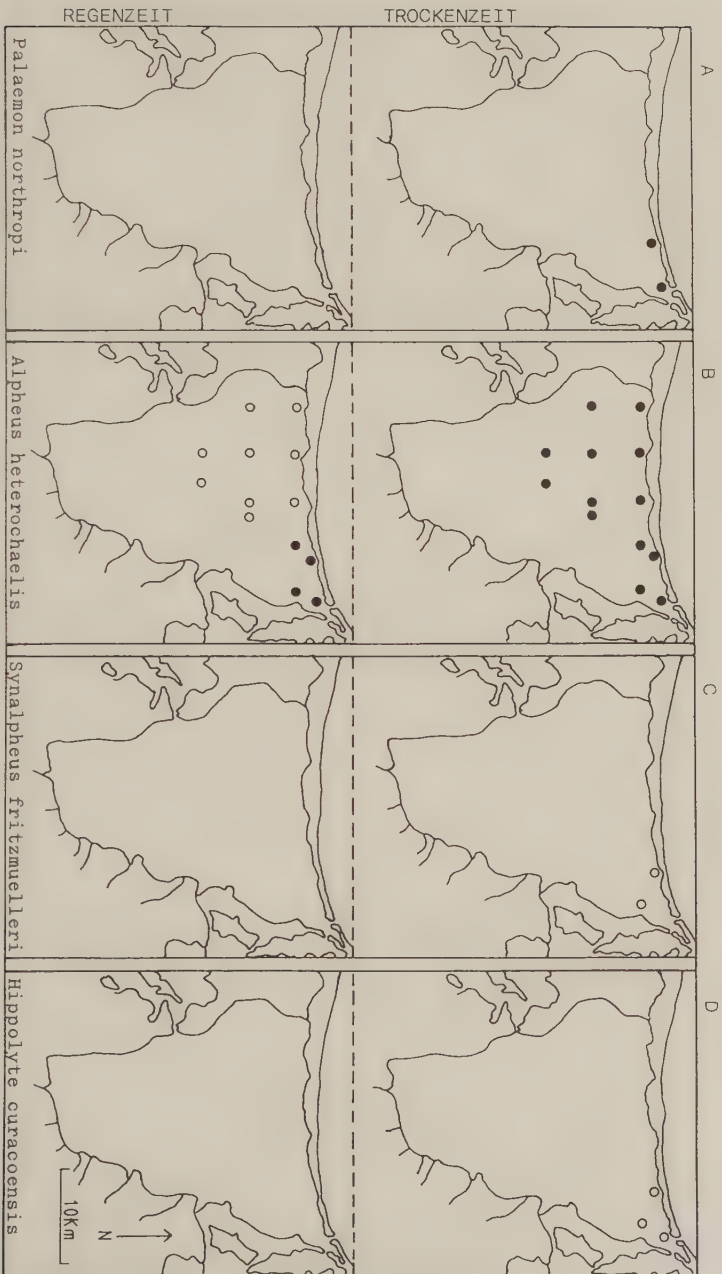


Abb. 41 (7). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande
 o vereinzelt, • häufig

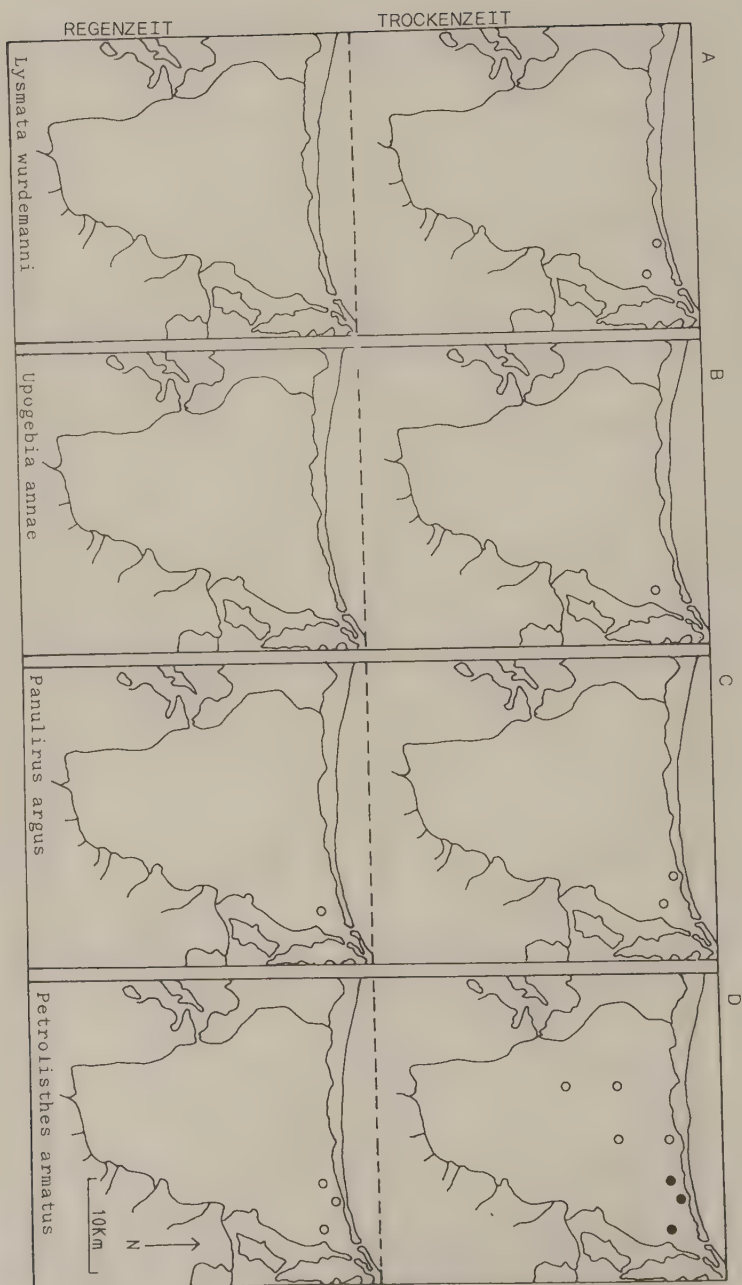


Abb. 41 (8). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande
 o vereinzelt, • häufig



Abb. 41 (9). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande

○ vereinzelt, ● häufig

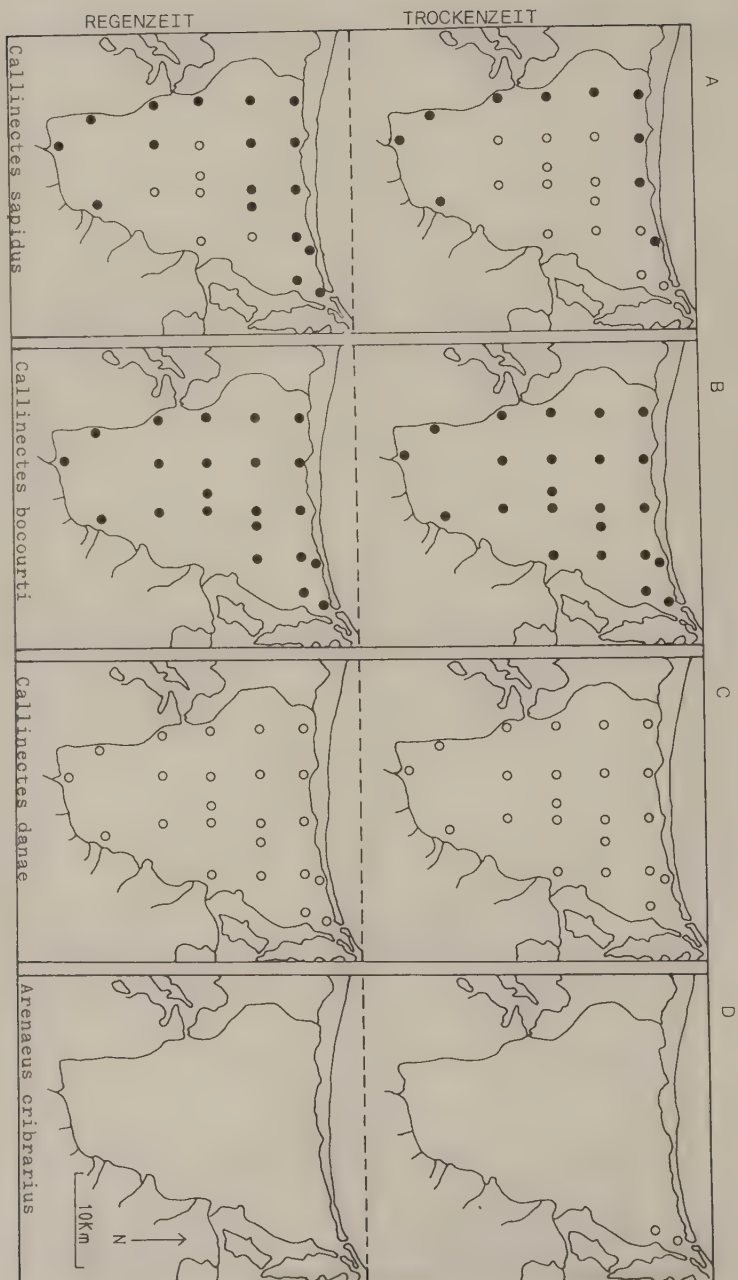


Abb. 41 (10). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande
 o vereinzelt, • häufig

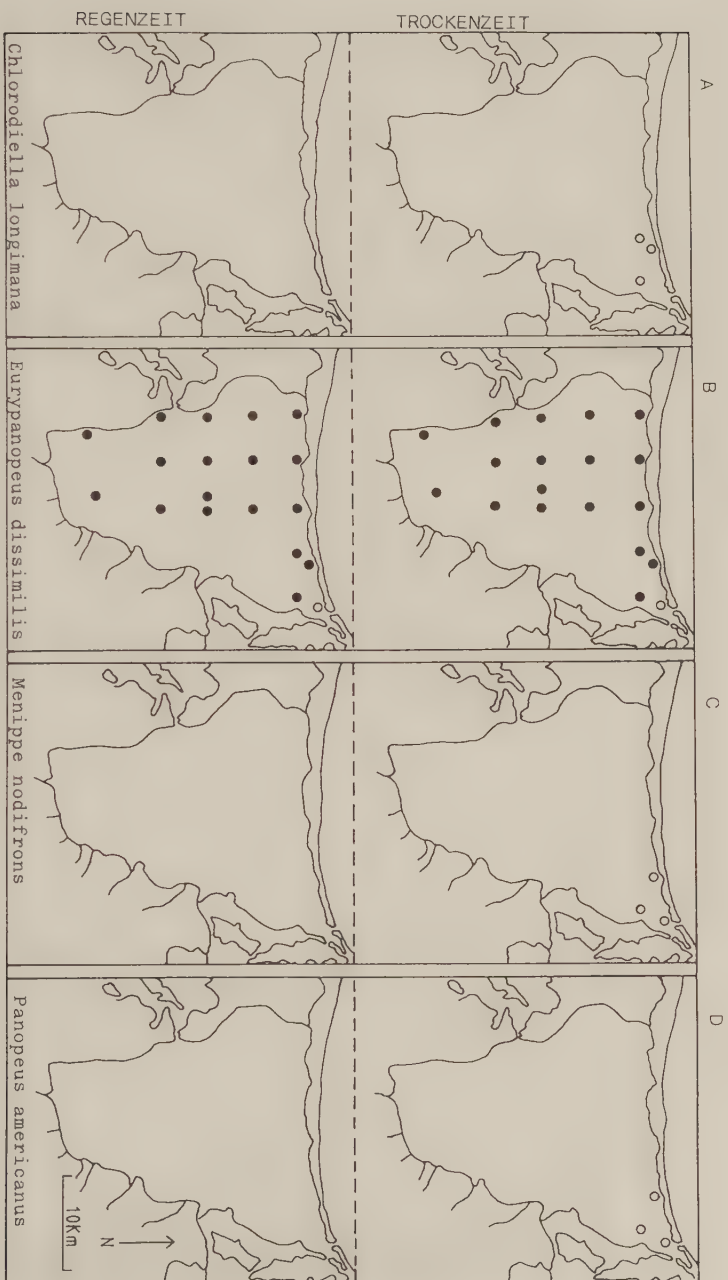


Abb. 41 (11). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande
 o vereinzelt, • häufig

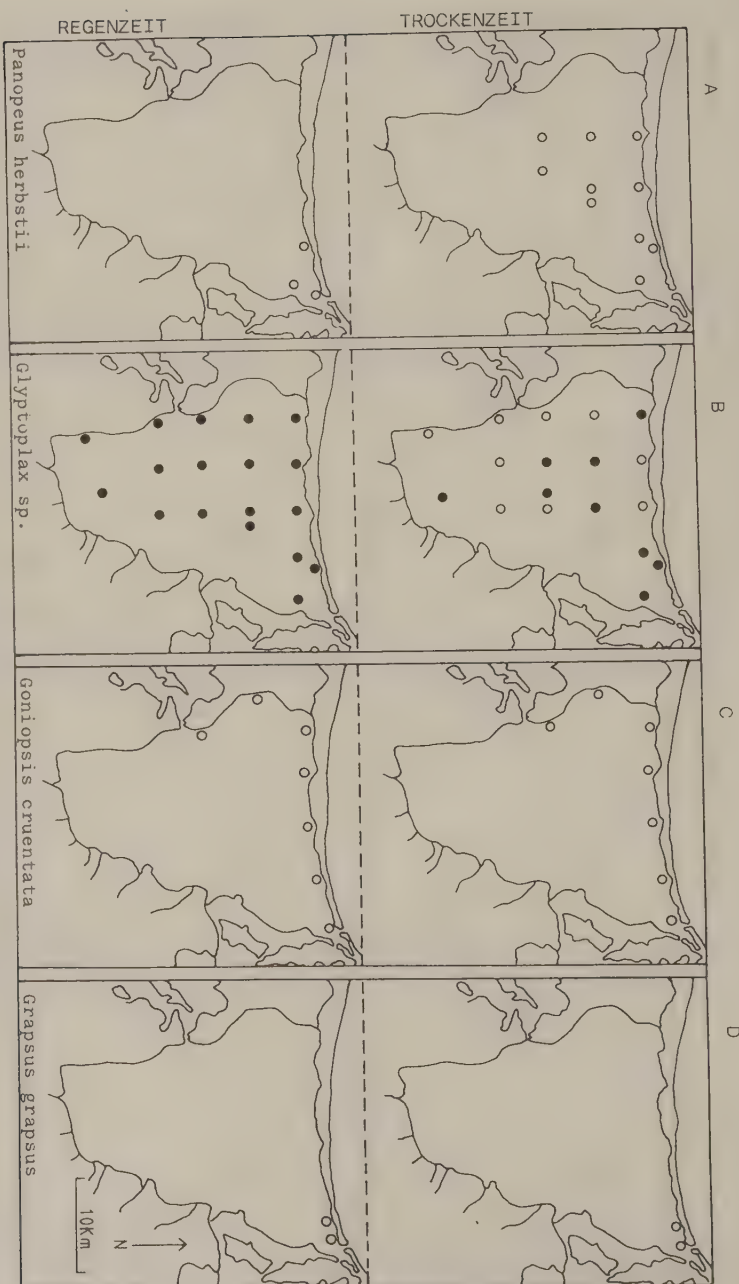


Abb. 41 (12). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande
 o vereinzelt, • häufig

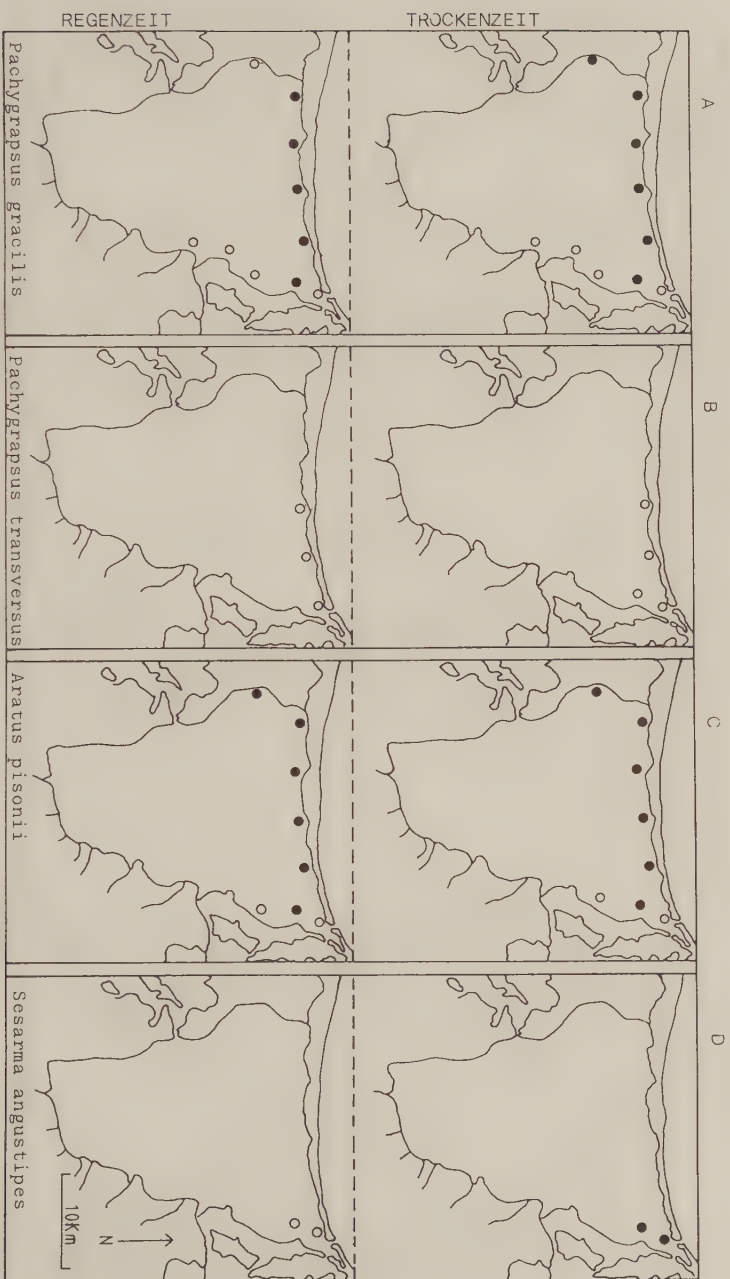
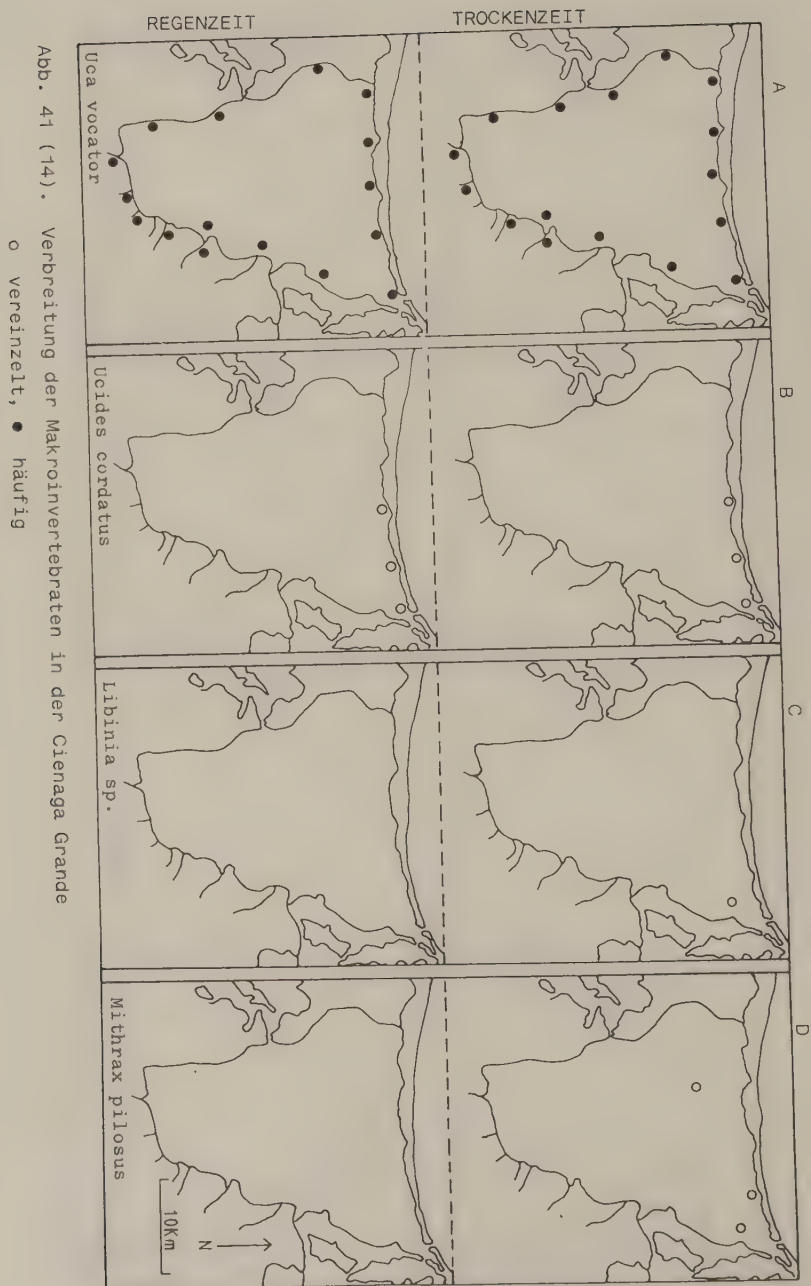


Abb. 41 (13). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande

o vereinzelt, • häufig



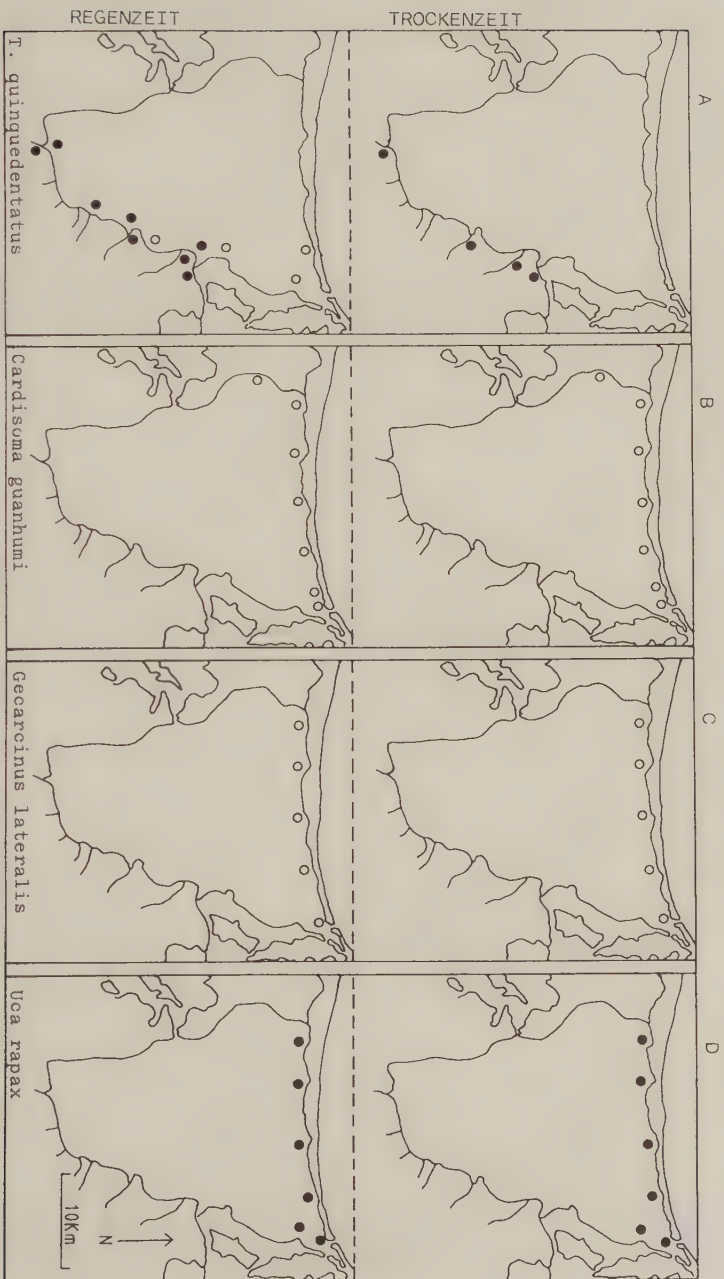


Abb. 41 (15). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande

o vereinzelt, ● häufig

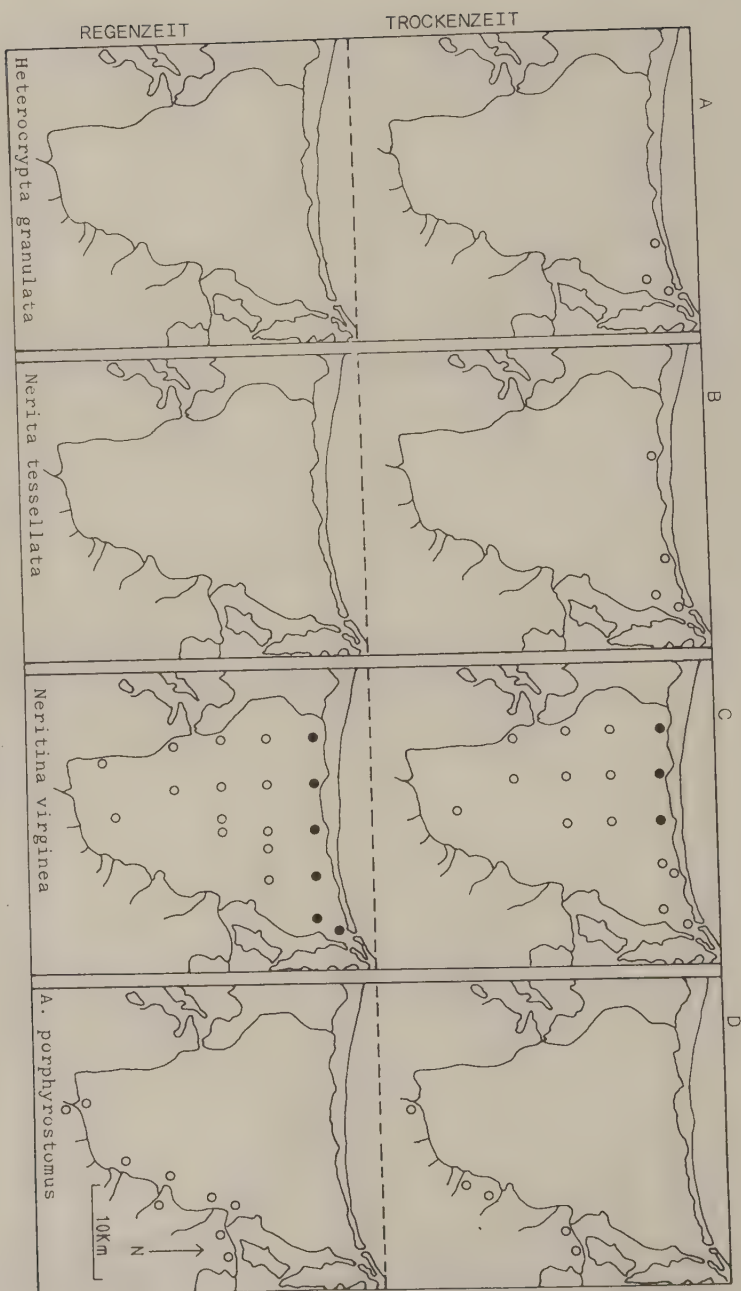


Abb. 41 (16). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande
 o vereinzelt, • häufig

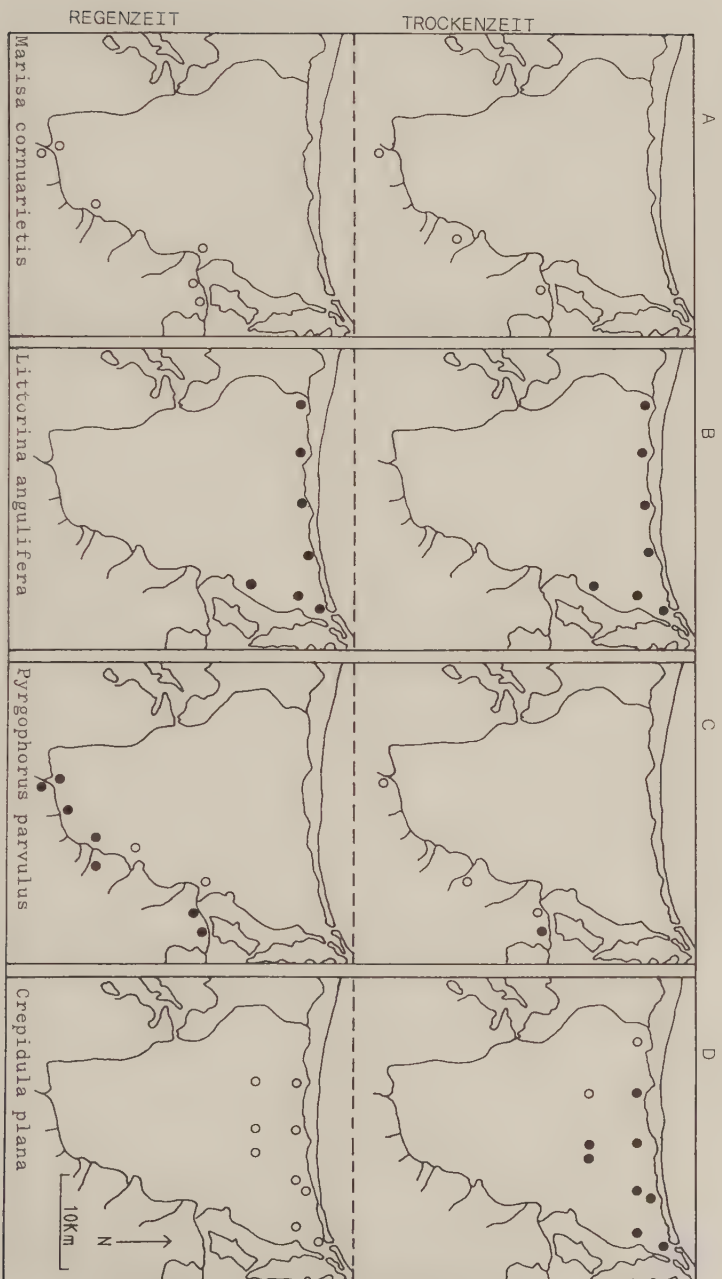


Abb. 41 (17). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande
 o vereinzelt, • häufig

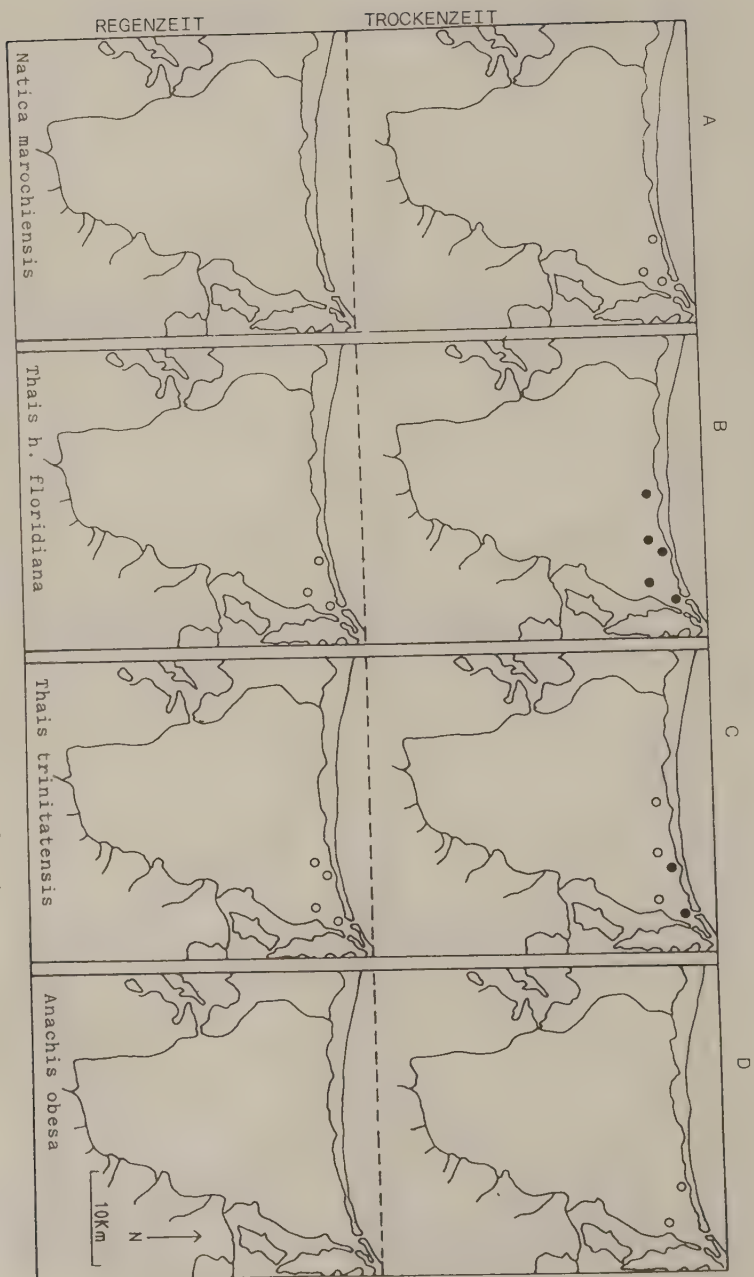


Abb. 41 (18). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande
 o vereinzelt, ● häufig

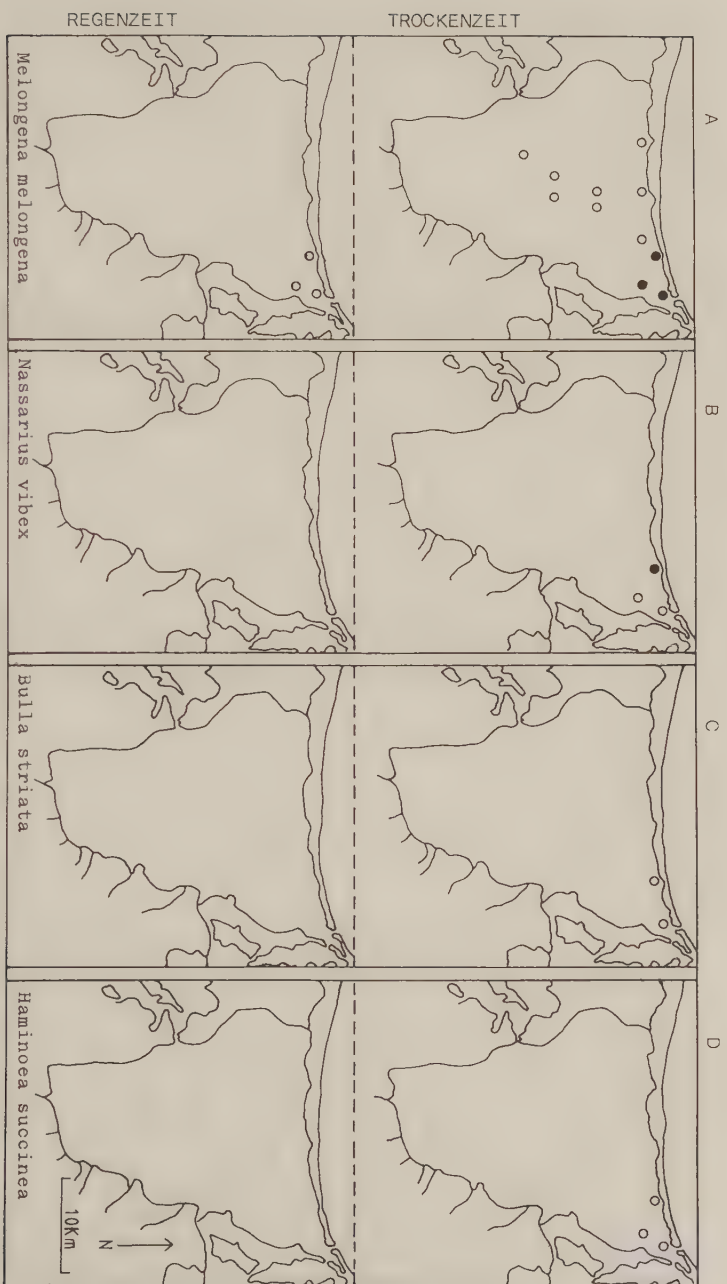


Abb. 41 (19). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande
 o vereinzelt, ● häufig

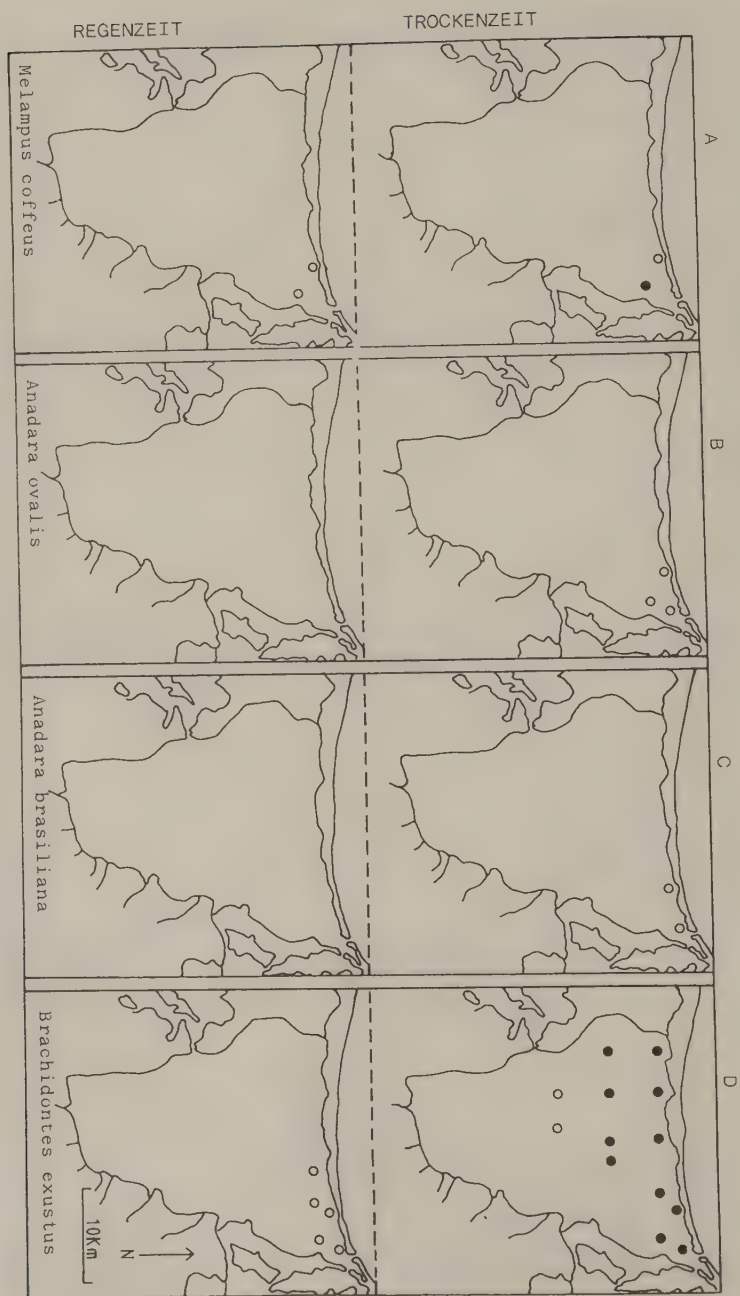


Abb. 41 (20). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande
 o vereinzelte, • häufig

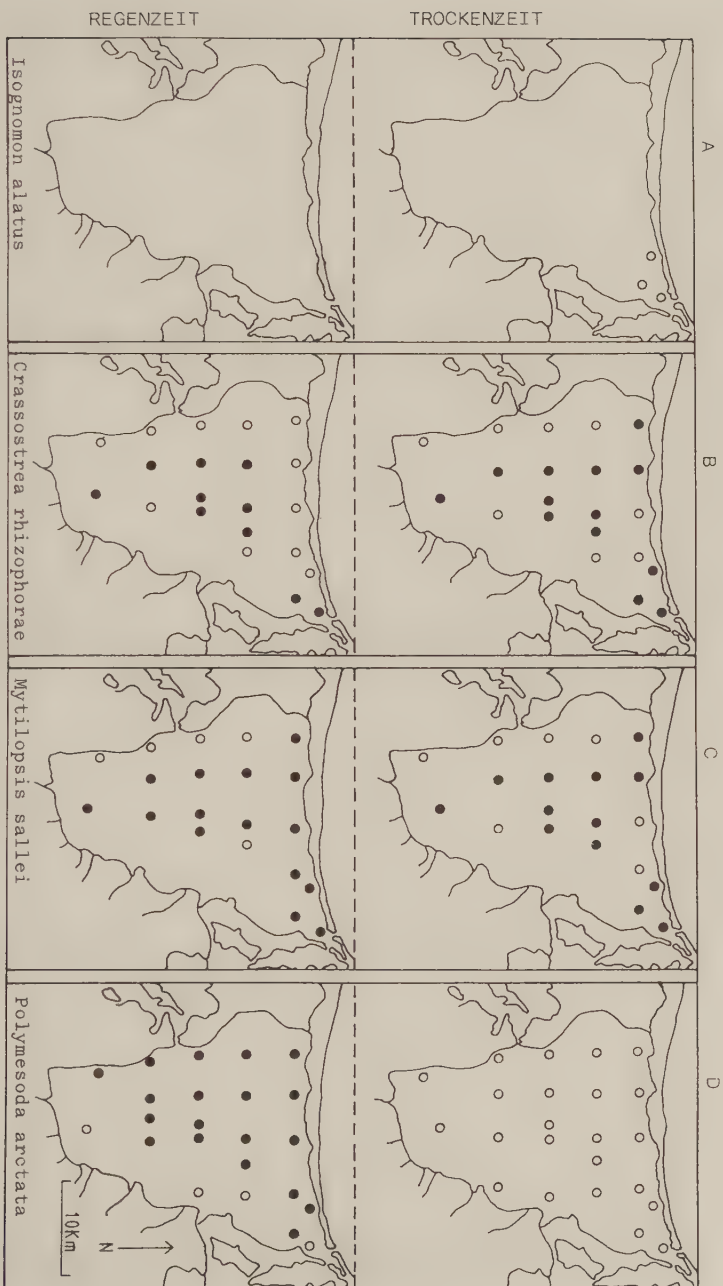


Abb. 41 (21). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande
 ○ vereinzelt, ● häufig

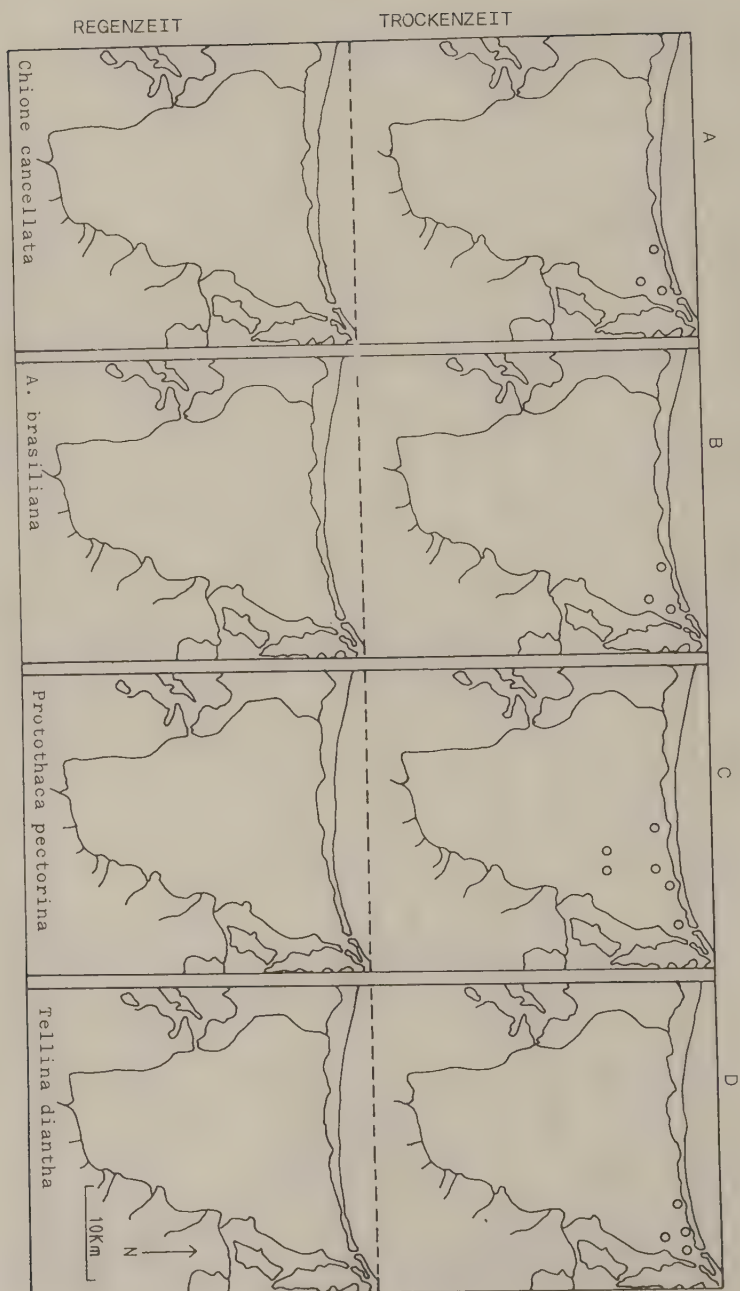


Abb. 41 (22) . Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande
 o vereinzelt, • häufig



Abb. 41 (23). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande

○ vereinzelt, ● häufig

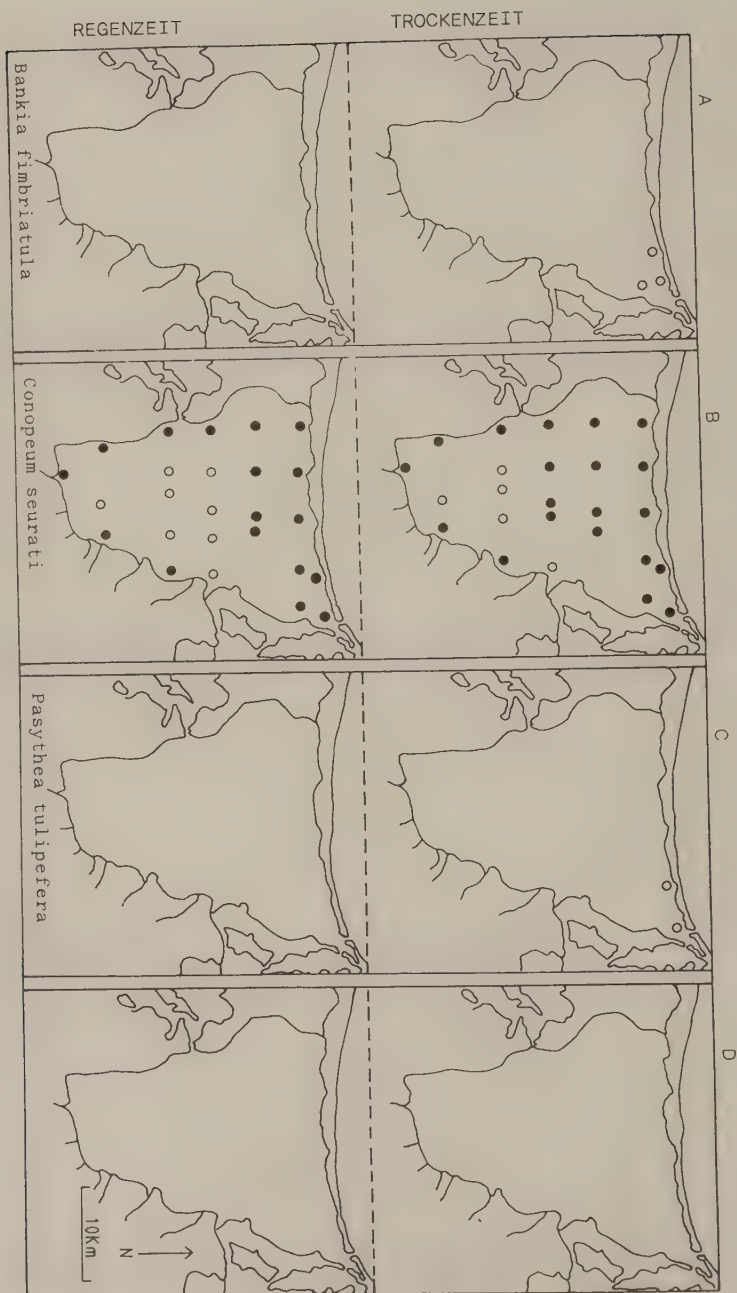


Abb. 41 (24). Verbreitung der Makroinvertebraten in der Cienaga Grande

○ vereinzelt, ● häufig

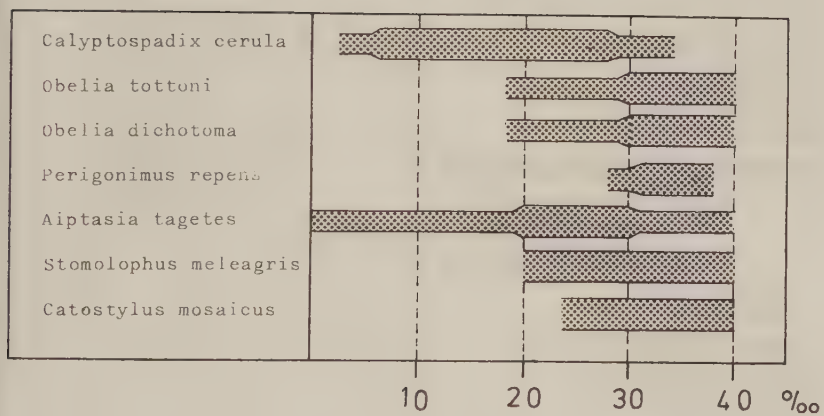


Abb. 42. Salinitätsbereich der in der Cienaga vorkommenden Cnidaria

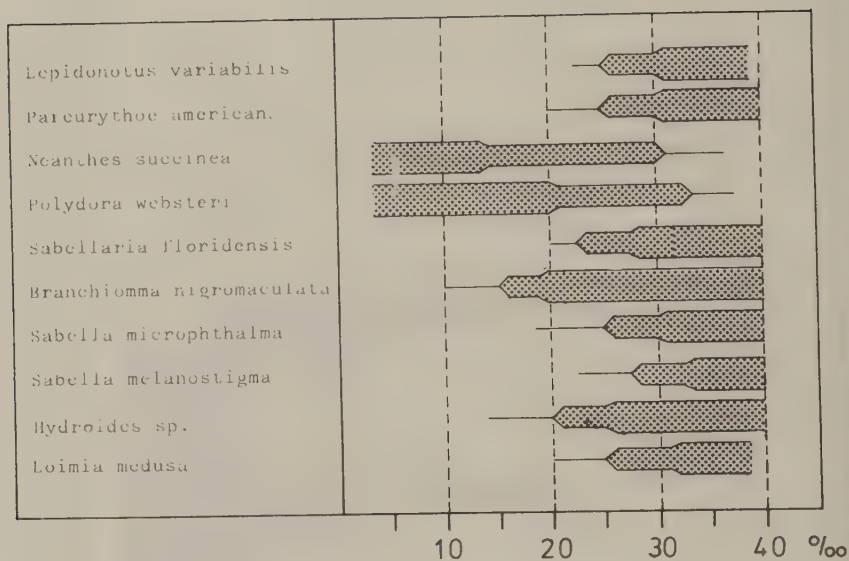


Abb. 43. Salinitätsbereich der in der Cienaga vorkommenden Polychaeta

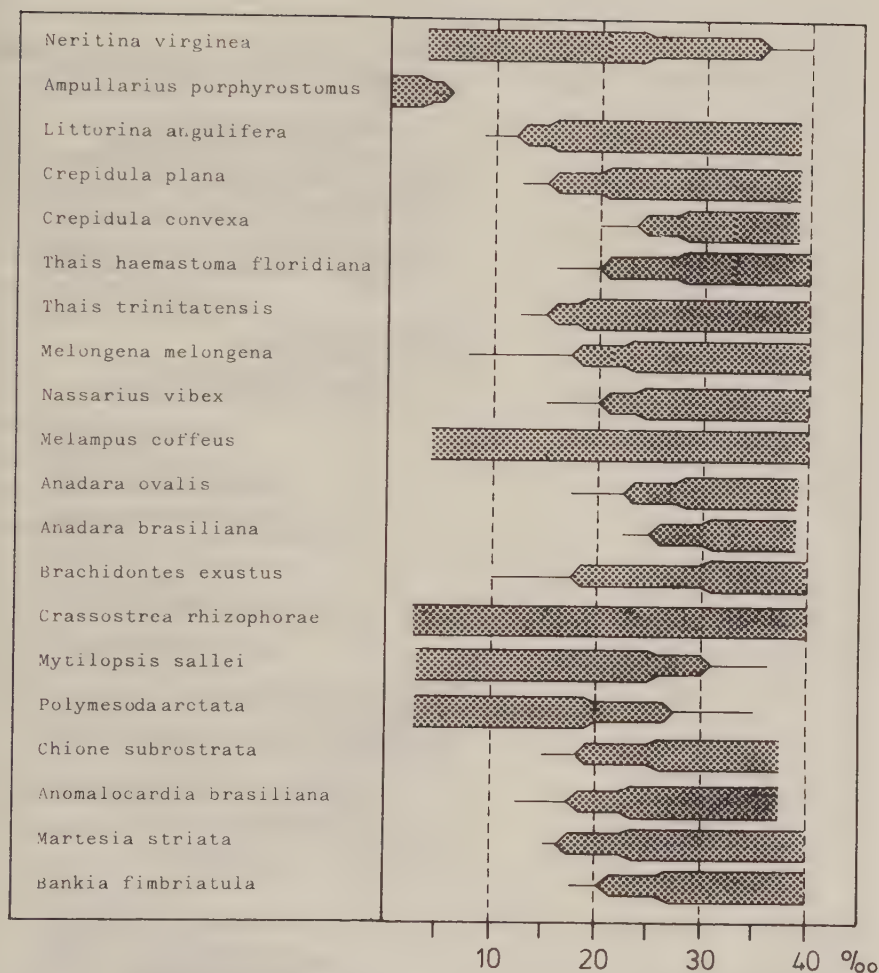


Abb. 44. Salinitätsbereich der wichtigsten in der Cienaga Grande vorkommenden Mollusca

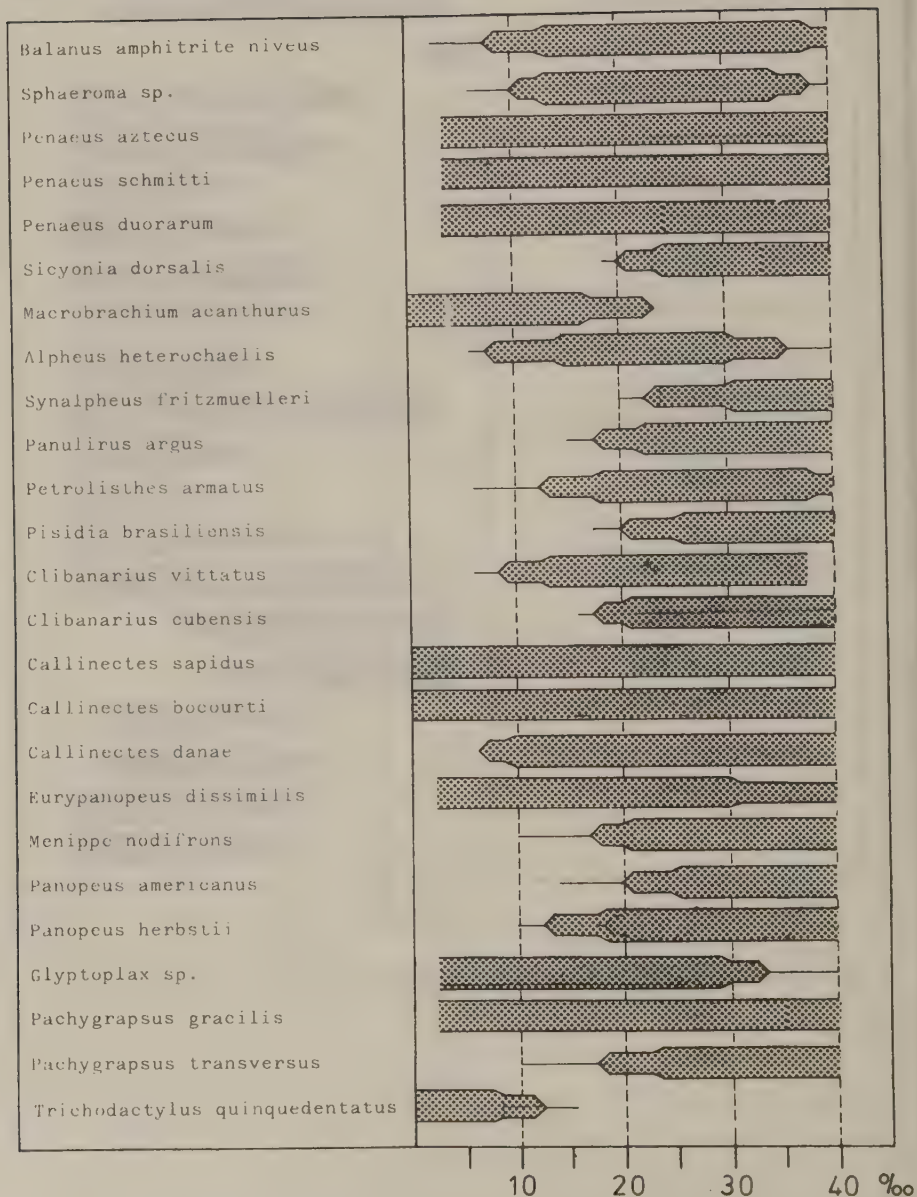


Abb. 45. Salinitätsbereich der wichtigsten in der Cienaga Grande vorkommenden Crustacea

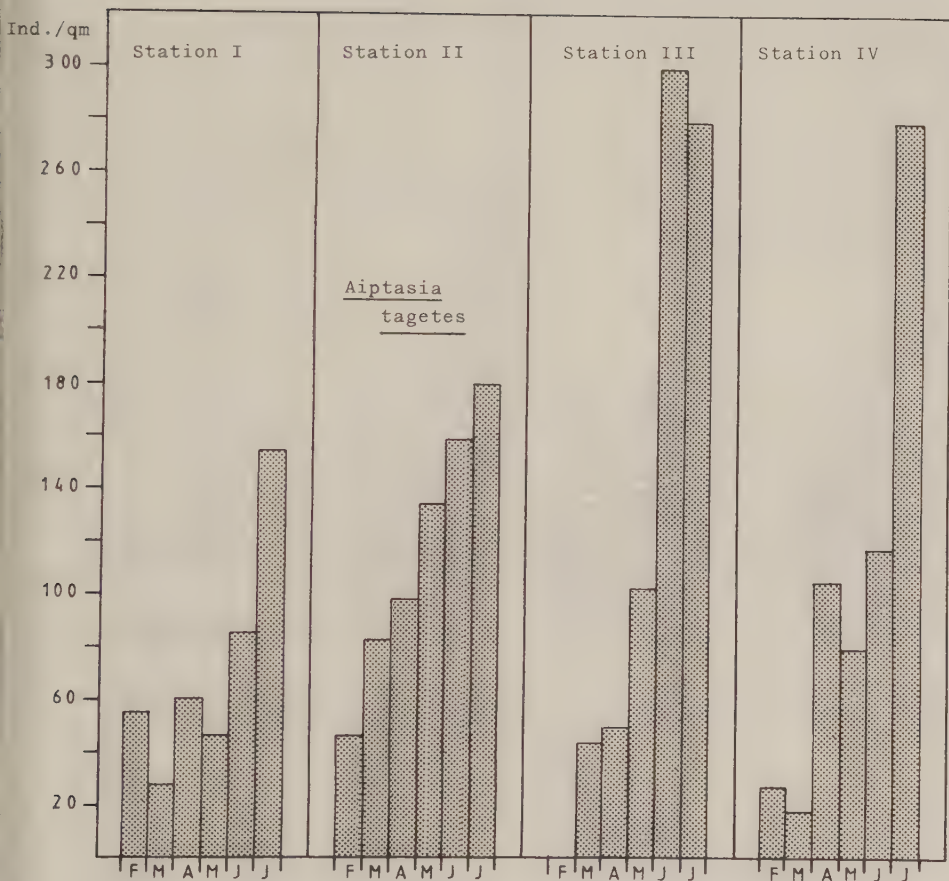


Abb. 46. Abundanzdynamik der Aktinie Aiptasia tagetes an den 4 Untersuchungsstationen von Februar bis Juli 1981

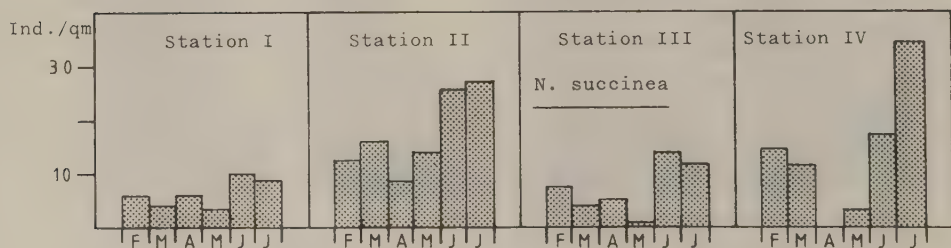
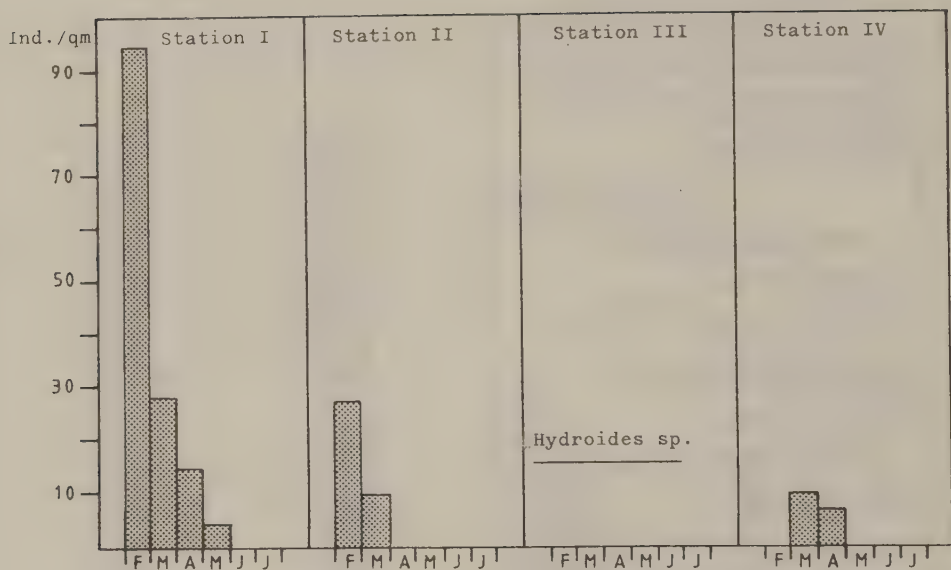


Abb. 47. Abundanzdynamik der Polychäten *Hydroides sp.* und *Neanthes succinea* an den 4 Untersuchungsstationen von Februar bis Juli 1981

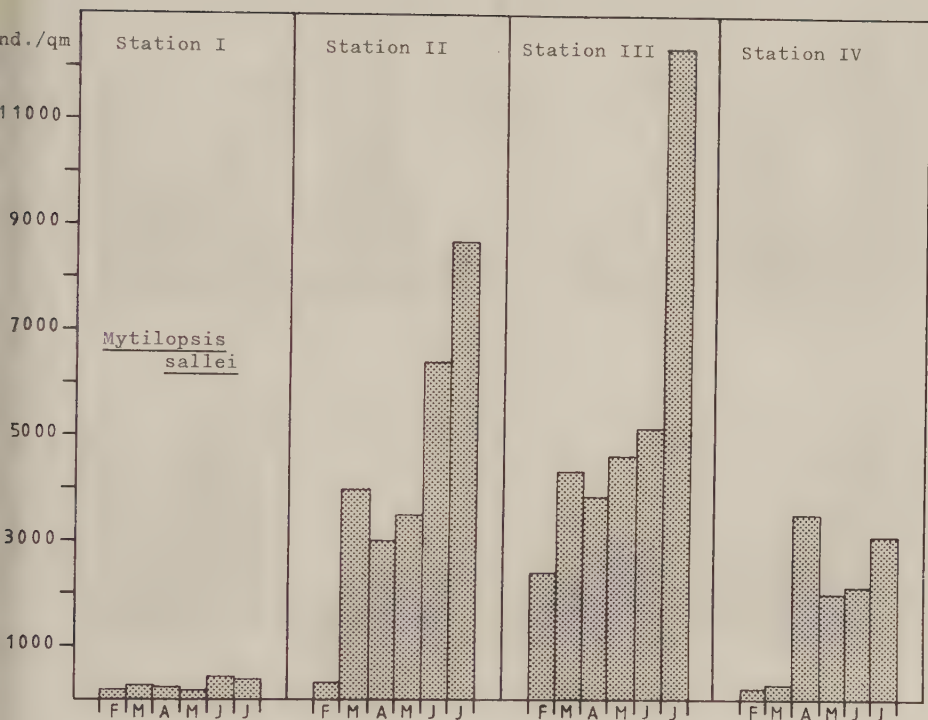


Abb. 48. Abundanzdynamik von Mytilopsis sallei an den 4 Untersuchungsstationen von Februar bis Juli 1981

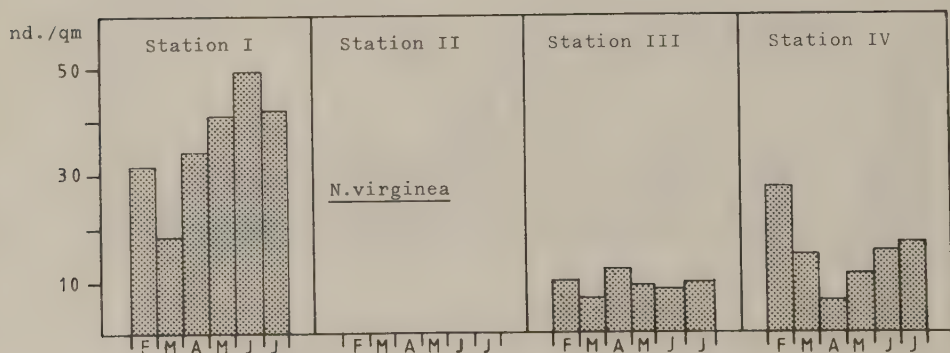
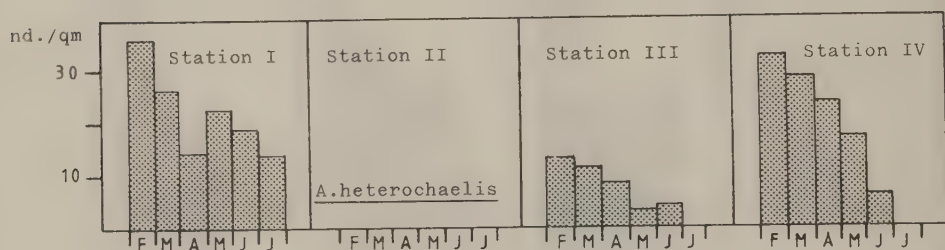
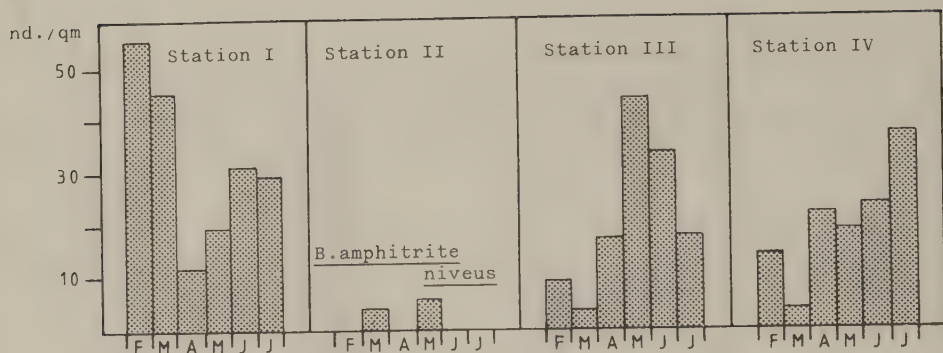


Abb. 49. Abundanzdynamik der Crustaceen Balanus amphitrite niveus, Alpheus heterochaelis und der Gastropoda Neritina virginea an den 4 Untersuchungsstationen von Februar bis Juli 1981

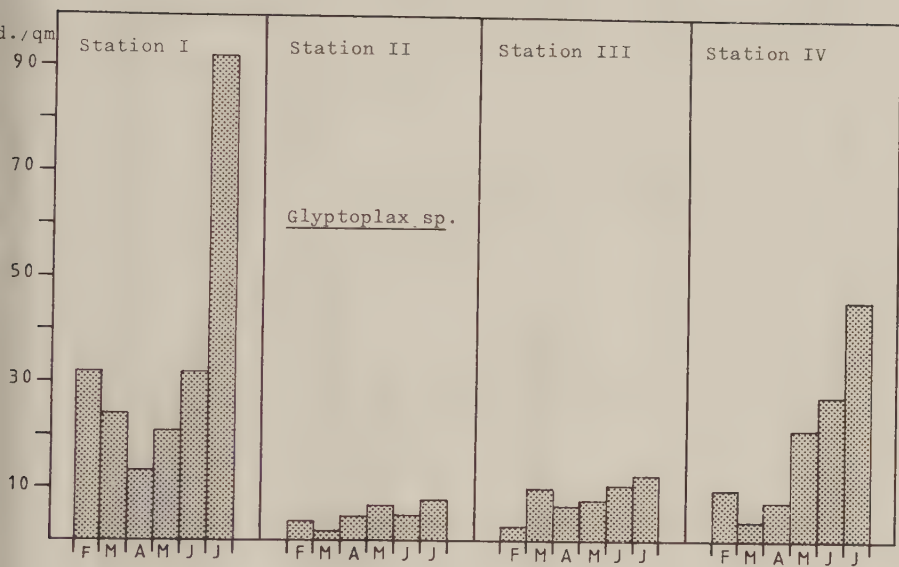


Abb. 50. Abundanzdynamik des Krebses Glyptoplax sp. an den 4 Untersuchungsstationen von Februar bis Juli 1981

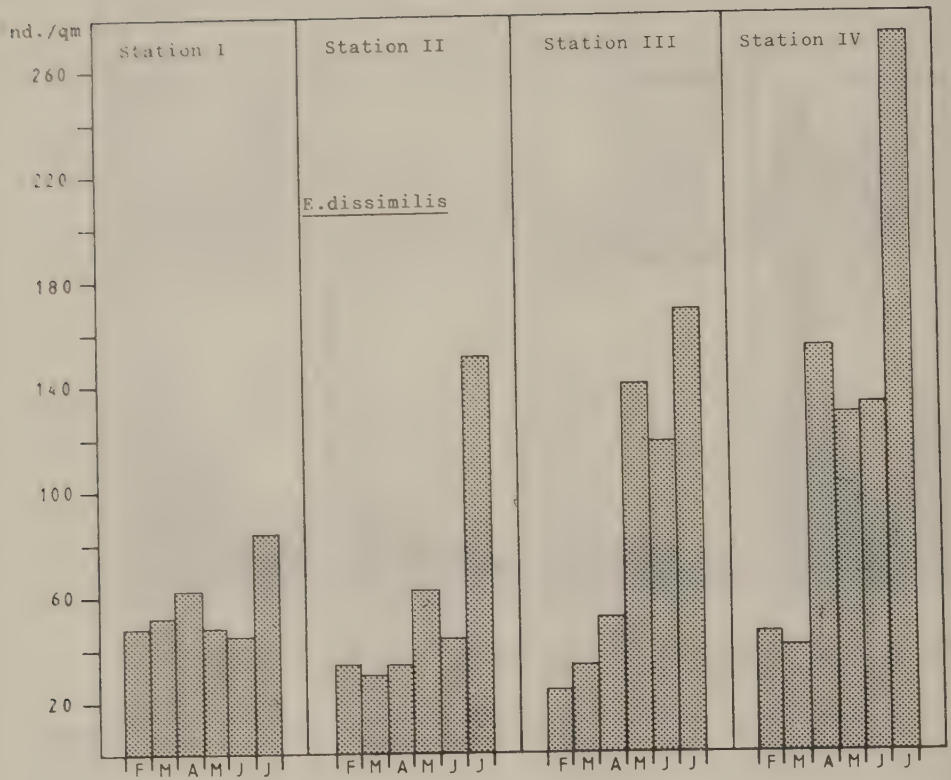


Abb. 51. Abundanzdynamik des Krebses Eurypanopeus dissimilis an den 4 Untersuchungsstationen von Februar bis Juli 1981

Tab. 3. Artendiversität an den 4 Untersuchungsstationen
von Februar bis Juli 1981

	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	
1	3,179	3,080	3,380	2,317	2,068	2,254	GESAMT
2	1,677	0,257	0,321	0,704	0,271	0,356	
3	0,249	0,225	0,406	0,444	0,572	0,293	
4	2,209	1,948	1,726	2,058	2,073	2,124	
1	0,456	1,312	1,610	0,999	0,000	0,000	POLYCHÄTEN
2	1,394	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	
3	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	
4	0,000	0,976	1,440	0,945	0,000	0,000	
1	2,463	2,667	2,655	2,112	1,980	1,749	DECAPODEN
2	0,892	0,803	0,561	0,837	0,450	0,289	
3	1,711	1,933	1,893	1,143	1,258	0,776	
4	1,783	2,013	1,300	1,452	1,376	1,022	
1	0,991	1,216	1,913	1,047	0,539	0,474	MOLLUSKEN
2	0,057	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	
3	0,040	0,141	0,030	0,021	0,016	0,080	
4	0,526	0,292	0,079	0,180	0,253	0,229	

FEBRUAR

	1	2	3	4
1	x	0,53	0,58	0,64
2	x	x	0,50	0,58
3	x	x	x	0,53
4	x	x	x	x

MART

	1	2	3	4
1	x	0,57	0,51	0,55
2	x	x	0,80	0,66
3	x	x	x	0,55
4	x	x	x	x

APRIL

	1	2	3	4
1	x	0,30	0,48	0,63
2	x	x	0,74	0,47
3	x	x	x	0,76
4	x	x	x	x

MAI

	1	2	3	4
1	x	0,50	0,72	0,83
2	x	x	0,85	0,75
3	x	x	x	0,88
4	x	x	x	x

JUNI

	1	2	3	4
1	x	0,71	0,94	0,88
2	x	x	0,74	0,47
3	x	x	x	0,76
4	x	x	x	x

JULI

	1	2	3	4
1	x	0,71	0,87	0,87
2	x	x	0,83	0,83
3	x	x	x	1,00
4	x	x	x	x

Abb. 52. Ähnlichkeitsindex zwischen den 4 Untersuchungsstellen von Februar bis Juli 1951

Tab. 4. Dominanzindex an den 4 Untersuchungsstellen
von Februar bis Juli 1981

	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli
1	14	23	18	23	37	28
2	48	93	91	88	92	90
3	95	95	94	88	83	92
4	33	44	44	41	32	27

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Thais haemastoma floridiana</i>												
<i>Thais trinitatensis</i>												
<i>Melongena melongena</i>												
<i>Crassostrea rhizophorae</i>												
<i>Mytilopsis sallei</i>												
<i>Brachidontes exustus</i>												

Abb. 55. Reproduktionsperiode der am häufigsten in der Cienaga Grande anzutreffenden Mollusca

—— 1978 - - - - 1981

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Calypsozadix cerulea</i>												
<i>Obelia tortoni</i>												
<i>Obelia dichotoma</i>												
<i>Perigonimus repens</i>												
<i>Aiptasia tagetes</i>												

Abb. 54. Reifeperiode der Cnidaria in der Cienaga Grande

—— 1978 - - - - 1981

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Alpheus heterochaelis</i>												
<i>Petrolisthes armatus</i>												
<i>Clibanarius vittatus</i>												
<i>Callinectes sapidus</i>												
<i>Callinectes bocourti</i>												
<i>Callinectes danae</i>												
<i>Panopeus herbstii</i>												
<i>Panopeus americanus</i>												
<i>Eurypanopeus dissimilis</i>												
<i>Menippe nodifrons</i>												
<i>Glyptoplax</i> sp.												
<i>Pachygrapsus gracilis</i>												
<i>Aratus pisonii</i>												

Abb. 56. Reproduktionsperiode der am häufigsten in der Cienaga Grande anzutreffenden Decapoda

— 1978

---- 1981

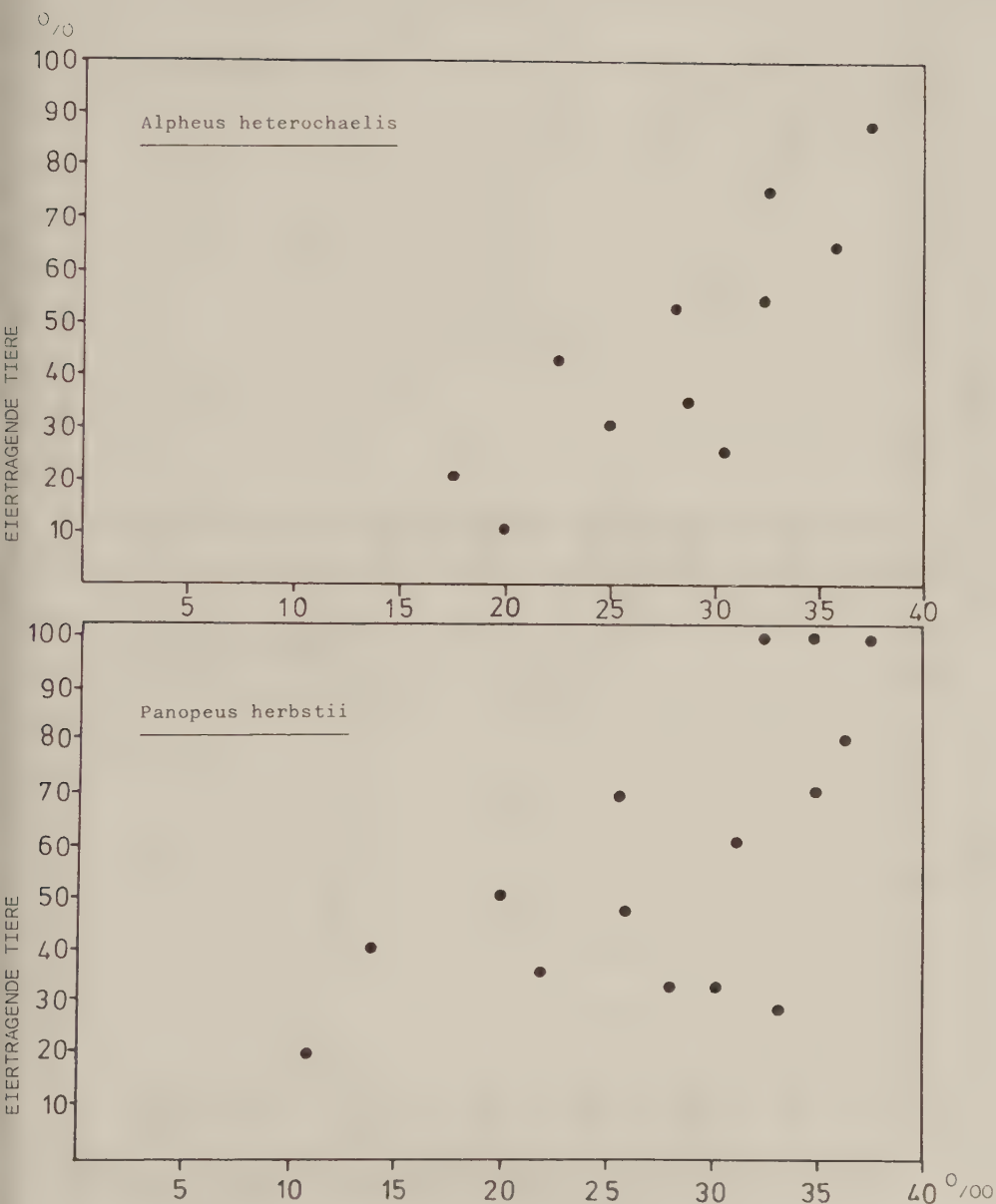


Abb. 57. Prozentsatz der eiertragenden weiblichen Tiere von *Alpheus heterochaelis* und *Panopeus herbstii* in Beziehung zur Salinität

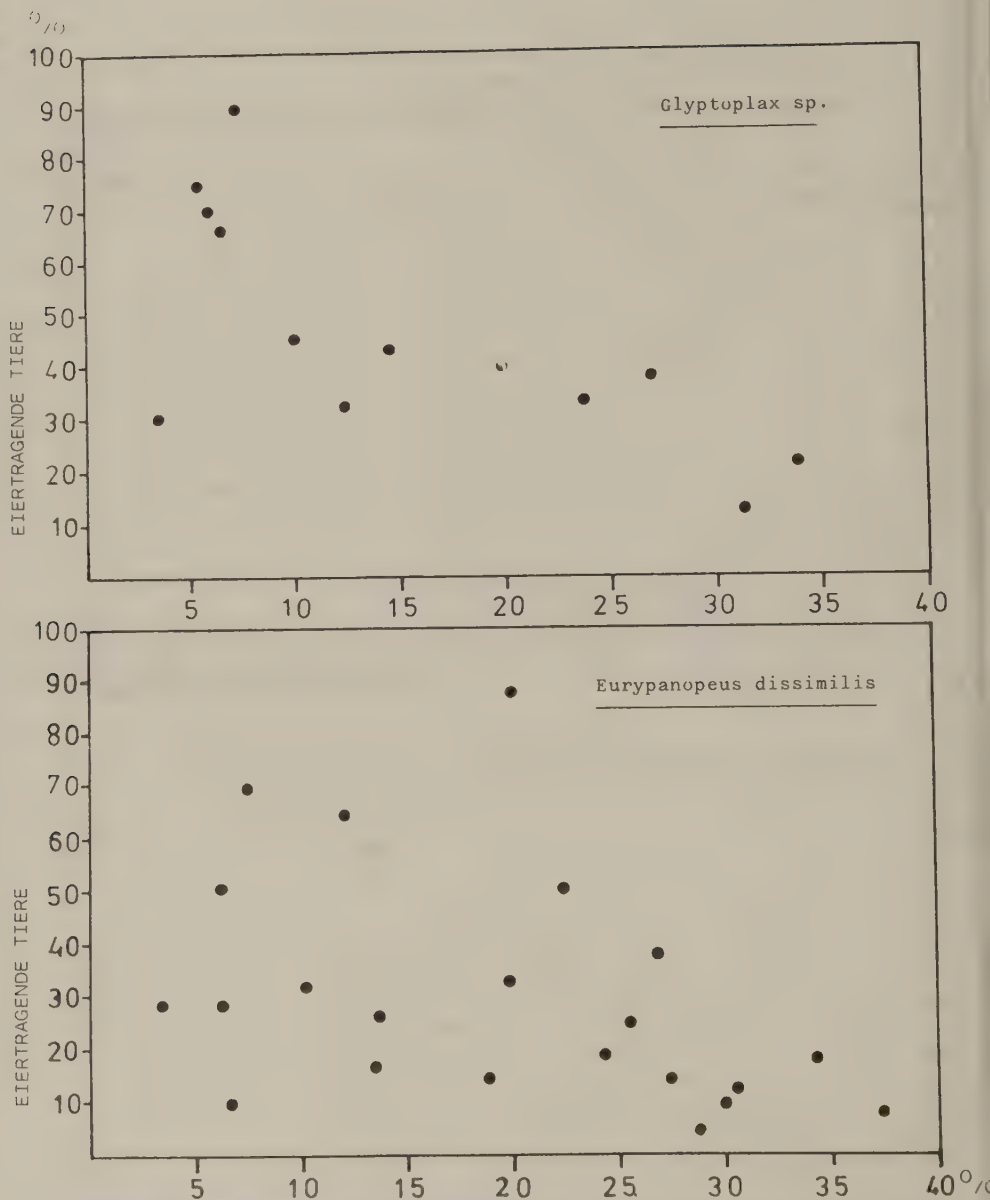


Abb. 58. Prozentsatz der eiertragenden weiblichen Tiere von *Glyptoplax sp.* und *Eurypanopeus dissimilis* in Beziehung zur Salinität

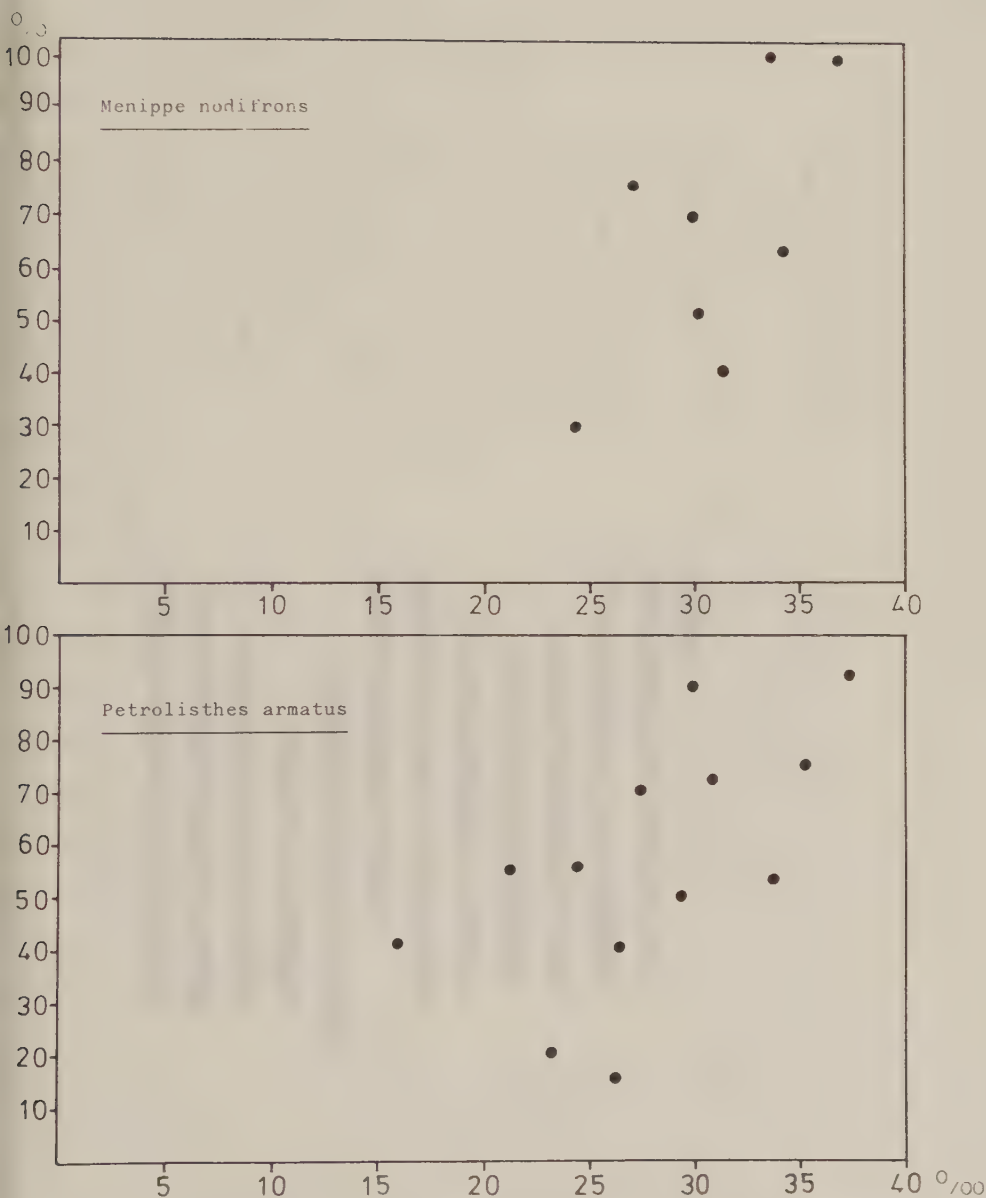


Abb. 59. Prozentsatz der eiertragenden weiblichen Tiere von Menippe nodifrons und Petrolisthes armatus in Beziehung zur Salinität

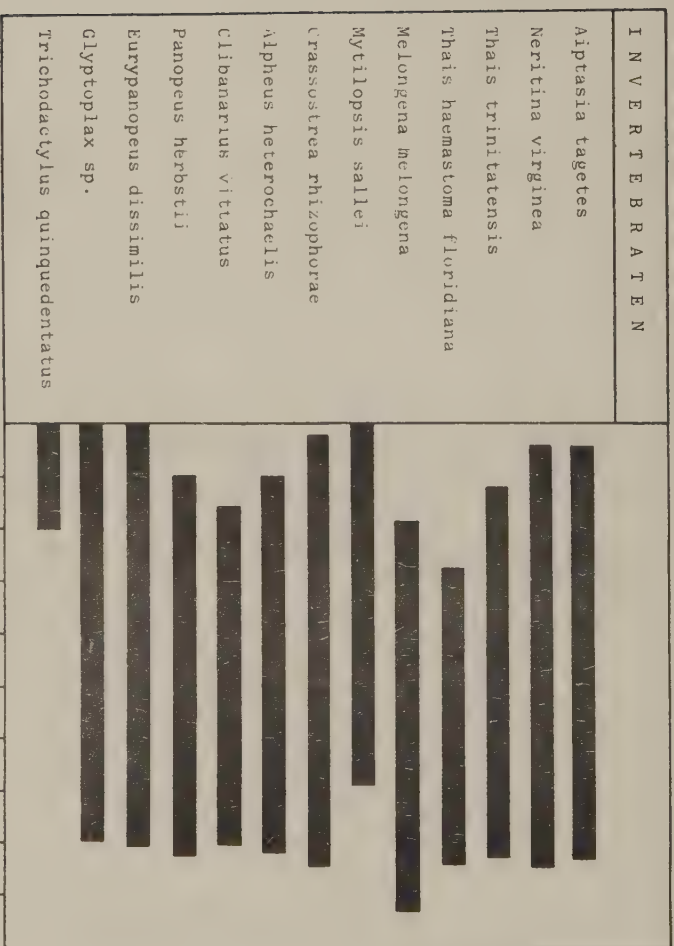


Abb. 60. Salinitätstoleranz der wichtigsten Invertebraten unter Laborbedingungen

Ich versichere, daß ich die Arbeit selbständig verfasst und keine anderen Hilfsmittel als die angegebenen benutzt habe. Die Stellen der Arbeit, die anderen Werken dem Wortlaut oder dem Sinn nach entnommen sind, habe ich in jedem einzelnen Fall unter Angabe der Quelle als Entlehnung kenntlich gemacht. Dies gilt auch für Zeichnungen, Kartenskizzen und bildlichen Darstellungen usw. Ich weiß, daß die Gesamtprüfung wegen einer falschen Erklärung auch noch nach Aushändigung des Prüfungszeugnisses für "nicht bestanden" erklärt werden kann.

DANKSAGUNG

Die vorliegende Arbeit wurde unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. Mergner durchgeführt, ihn danke ich für die Oberlassung des Themas und seine Unterstützung während der Arbeit. Ebenso danke ich Herrn Prof. Dr. H. Schuhmacher für die Betreuung bei der Anfertigung dieser Arbeit. Während der Freilanduntersuchungen in Santa Marta unterstützte mich mit vielen Ratschlägen Dr. E. Wedler. Die Mitarbeiter des IMVEMAR (Instituto Colombo-Aleman de Investigaciones Marinas) waren mir bei technischen Problemen behilflich. Frau G. Prietzel danke ich für die Überarbeitung des Manuskriptes und ebenso Herrn Dipl.-Biol. A. Palmberg für seine Hilfsbereitschaft und Geduld bei grammatischen und inhaltlichen Verbesserungsvorschlägen. Herrn M. Turkey, Herrn A. Amaral und Herrn Prof. Dr. H. Holthuis verdanke ich die Bestimmung und Bestätigung für einen Teil der Fauna. Dem Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD) danke ich für die Unterstützung des Studiums durch ein Stipendium sowie dem Fondo colombiano de Investigaciones Cientificas für die teilweise Finanzierung der Untersuchungen in Santa Marta.

LEBENS LAUF

Geboren	am 31.12.1951
in	Abetorral (Kolumbien)
Volksschule	von 1959 - 1964
Volksgymnasium	von 1965 - 1970
Hochschulausbildung	
Immatrikulation	1971 (Universidad de Antioquia, Medellin)
Diplomprüfung	20.10.1976 (Universidad de Antioquia)
Immatrikulation	im WS 79/80 (Ruhr-Universität Bochum)
Anerkennung des deut. Diploms	20.8.1980
Promotion	von 1980 - 1983

